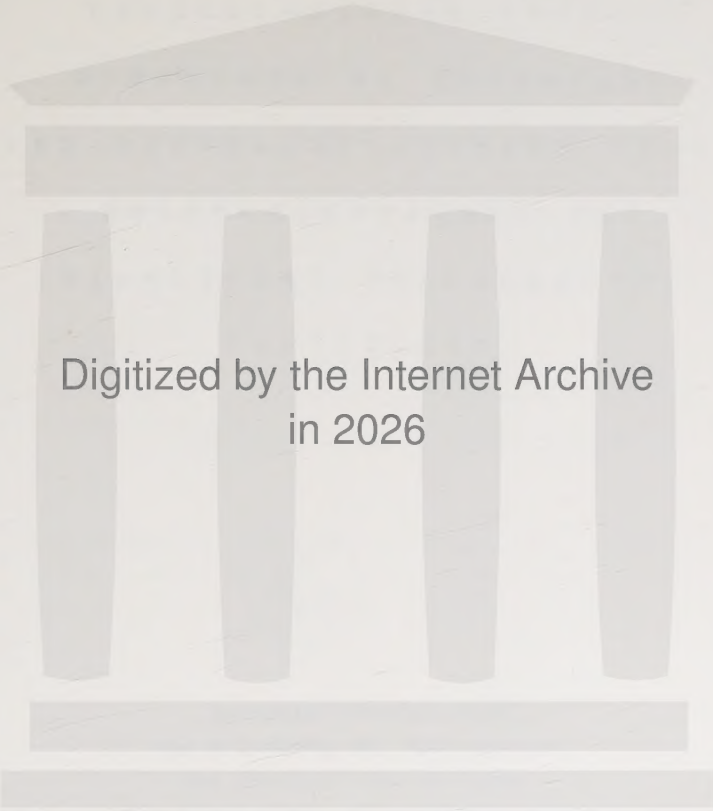


**VERGLEICHEND ÖKOLOGISCH-PHYSIOLOGISCHE
UNTERSUCHUNGEN AN PELAGIAL- UND
LITORALROTATORIEN UNTER
BERÜCKSICHTIGUNG DER RÄUMLICHEN
HELLIGKEITSVERTEILUNG**

Kurt Preißler

1974



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551921_0010

VERGLEICHEND ÖKOLOGISCH -
PHYSIOLOGISCHE UNTER -
SUCHUNGEN AN PELAGIAL -
UND LITORALROTATORIEN UNTER
BERÜCKSICHTIGUNG DER
RÄUMLICHEN HELBIGKEITS -
VERTEILUNG .

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Kurt Preißler aus
Niederaltaich
1974

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Siebeck

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Jacobs

Tag der Einreichung: 17.1.1974

Tag der mündlichen Prüfung: 25.2.1974



Inhalt

Seite

1.	Einleitung	1
2.	<u>Freilanduntersuchungen:</u> Können freischwimmende Planktonrotatorien auf- grund ihrer Verteilung in Litoral- und Pelagial- bewohner unterschieden werden? (Freilandunter- suchungen im BANSEE)	4
2.1.	Methode	4
2.2.	Ergebnisse	6
2.3.	Diskussion	28
3.	<u>Freilandexperimente:</u> Wie verhalten sich Pelagial- und Litoralrotatorien, wenn sie im Uferbereich ausgesetzt werden?	34
3.1.	Methode	34
3.2.	Ergebnisse	41
3.2.1.	Experimente mit Litoralrotatorien	41
3.2.2.	Gelten die bisher gefundenen Ergebnisse auch für andere Arten und für andere Seen?	47
3.2.2.1.	Versuche am BANSEE/CHIEMGAU	47
3.2.2.2.	Versuche am KROTTENSEE/SALZBURG	49
3.2.2.3.	Versuche am LUNZER OBERSEE/NIEDERÖSTERREICH	51
3.2.2.4.	Versuche am LUNZER UNTERSEE/NIEDERÖSTER- REICH	55

4.	Welcher Bereich des für die Ufernähe typischen räumlichen Helligkeitsmusters ist für die Wahl der Wander- richtung der Pelagial- rotatorien wesentlich? ...	58
4.1.	Experimente mit sukzessiver Abschirmung von Unter-, Seiten- und Oberlichtbereich	58
4.2.	Die Rolle der Horizontüberhöhung für die Wahl der Wanderrichtung in Ufernähe	65
4.2.1.	Experimente bei extremen Witterungsbedingungen	65
4.2.2.	Experimente bei unterschiedlicher Position einer künstlichen Horizontüberhöhung	71
4.3.	Der Einfluß der Sonne auf die Richtung der Horizontalwanderung in Ufernähe	83
4.4.	Das Verhalten in der Nacht	90
5.	Laborexperimente mit Litoral- und Pelagial- rotatorien	90
5.1.	Methode	94
5.2.	Ergebnisse	103
5.2.1.	Vergleich der Schwimmbahnen von Litoral- und Pelagialrotatorien	103
5.2.2.	Das Verhalten der Rotatorien bei diffuser Strahlung in Gegenwart einer ausgeprägten Horizontüberhöhung	108
5.2.3.	Das Verhalten der Rotatorien bei direkter Strahlung	113
5.2.4.	Experimente mit 2 Lichtquellen	121
6.	Vergleich zwischen der gefundenen Verteilung im Raum und den ex- perimentellen Ergebnissen	125

7.	D i s k u s s i o n	129
8.	Z u s a m m e n f a s s u n g	136
9.	L i t e r a t u r	139

1. Einleitung.

Seit der 2. Hälfte des vorigen Jahrhunderts ist bekannt, daß pelagische Crustaceen normalerweise im Uferbereich fehlen (FOREL 1874, ZACHARIAS 1895). Dieses auffallende Phänomen, das wiederholt bestätigt und in der Literatur als "Uferflucht" beschrieben wurde, konnte von SIEBECK (1968) als Folge eines speziellen Orientierungsverhaltens nach optischen Kriterien erklärt werden.

Einzelne Beobachtungen (DIEFFENBACH und SACHSE 1911/1912, RUTTNER 1929/1930, PEJLER 1957, AXELSON 1961), die dafür sprechen, daß auch pelagische Rotatorien - die neben den Crustaceen die Hauptmasse des Zooplanktons bilden - in Ufernähe fehlen, führten zu der Vorstellung, daß die im Uferbereich typische räumliche Helligkeitsverteilung möglicherweise auch bei Rotatorien ein entsprechendes Verhalten bestimmen könnte.

Durch ihre schwächere Eigenbeweglichkeit sind Rotatorien in weit höherem Maß als Crustaceen Verdriftungen ausgeliefert, die am Zustandekommen der komplizierten räumlichen Verteilungsmuster beteiligt sind. Aussagen über verhaltensbedingte Verteilungsunterschiede, die dieser Tatsache nicht Rechnung tragen, lassen unter Umständen Zweifel offen.

Horizontale und vertikale Verteilungsunterschiede des Zooplanktons fanden steigende Beachtung, als man sich von der Vorstellung einer homogenen räumlichen Verteilung (APSTEIN 1892) lösen konnte und die Bedeutung von Variationen der Dichte von Planktonpopulationen vor allem für produktionsbiologische Fragestellungen ermaßen wurde (RICKER 1937, TONOLLI 1958, DUMONT 1967, LARSSON 1972). Während sich die Analysen zu diesem Problem mit verbesserten Methoden der raschen Probenentnahme (TONOLLI 1958) und der statistischen Sicherung der Ergebnisse (RICKER 1937, CASSIE 1959) hauptsächlich auf "Mikroaggregationen" (aktiv

gebildete "Schwärme", passiv entstandene "Wolken", patches) konzentrierten, sollte mit den im Folgenden vorgelegten "planktischen Querprofilen" geklärt werden, ob und in welchem Umfang horizontale Verteilungsunterschiede ("Makroverteilungen") zwischen den beiden großen Lebensräumen eines Sees: Litoral und Pelagial, ausgeprägt sind. Erst damit war die Voraussetzung für Experimente mit Planktonrotatorien gegeben, welche die Frage nach speziellen Verhaltensweisen unter Berücksichtigung der räumlichen Helligkeitsverteilung beantworten sollten. Die bisher in der Literatur beschriebenen Orientierungsreaktionen (VIAUD 1943, HERTEL unpubl.) reichen keineswegs aus, um die Abwesenheit von Pelagialrotatorien in Ufernähe zu erklären.

Die Organe der Fortbewegung (Räderorgan, Springborsten, "Flossen") und der Lichtwahrnehmung (Cerebral- und Lateral- augen, "dermatoptischer Sinn", VIAUD 1943) sind bei den einzelnen Rotatorienarten in Gestalt und Leistungsfähigkeit so vielfältig ausgebildet (vgl. z.B. WESENBERG-LUND 1939, S. 248), daß allgemein gültige Aussagen über das Verhalten der Bewohner des Pelagials nur dann zu erwarten sind, wenn man von vornherein möglichst viele Arten untersucht. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, zu unterschiedlichen Jahreszeiten an verschiedenen Seen zu arbeiten, die das jeweils interessante "Artenspektrum" und vor allem ausreichende Mengen an Individuen einzelner Arten bieten.

Aus den bisher aufgezeigten Überlegungen ergaben sich für die Arbeitsplanung der vorliegenden Untersuchung folgende 2 Hauptfragen:

1. können freischwimmende Planktonrotatorien aufgrund ihrer Verteilung in Litoral- und Pelagialbewohner unterschieden werden?

2. Wie verhalten sich Pelagial- und Litoralrotatorien, wenn sie im Uferbereich ausgesetzt werden?

Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. Otto SIEBECK danke ich herzlich für die Überlassung des Themas, die großzügige Unterstützung und das stete Interesse am Fortgang der Arbeit. Großen Dank schulde ich auch Frau Prof. Dr. Agnes RUTTNER-KOLISKO, Biologische Station Lunz und Herrn P. Josef DONNER für freundliche Beratung und hilfreiches Entgegenkommen.

2. Freilanduntersuchungen: Können freischwimmende Plankton-rotatorien aufgrund ihrer Verteilung in Litoral- und Pelagialbewohner unterschieden werden? (Freilanduntersuchungen im BANSEE)

2.1. Methode

Die Festlegung der Entnahmestellen (Abb. 1) erfolgte nach vorherigem Ausloten des Seebeckens so, daß man dem Grund zwar möglichst nahe kam, aber dennoch jede Berührung des Torfschlammes mit dem 2-L-RUTTNER-Schöpfer, der zur Probenentnahme verwendet wurde, ausgeschlossen war. Die Anzahl der einzelnen, stets $1/2 - 3/4$ m von einander entfernt geschöpften Stichproben pro Entnahmestelle und ihre Entfernung vom Ufer war bei den 4 Untersuchungen verschieden, weshalb später im Einzelnen darauf eingegangen wird. An einem mit Metermarken versehenen Drahtseil entlang, das quer über den See gespannt war, wurde das Boot möglichst ruhig stets von der Seemitte aus in Richtung Ufer bewegt. Der RUTTNER-Schöpfer wurde nach Bestimmung der Temperatur in ein Planktonnetz (55μ) entleert und die Proben mit Formol fixiert.

An den einzelnen Fangpositionen wurden in den angegebenen Tiefen - wo nicht anders vermerkt - jeweils 5 Stichproben zu 2 l entnommen, die gefangenen Rotatorien nach Arten getrennt ausgezählt, sowie Mittelwert und Standardabweichung ($S = \sqrt{\frac{\text{Summe der Abweichungsquadrate}}{n - 1}}$) bestimmt.

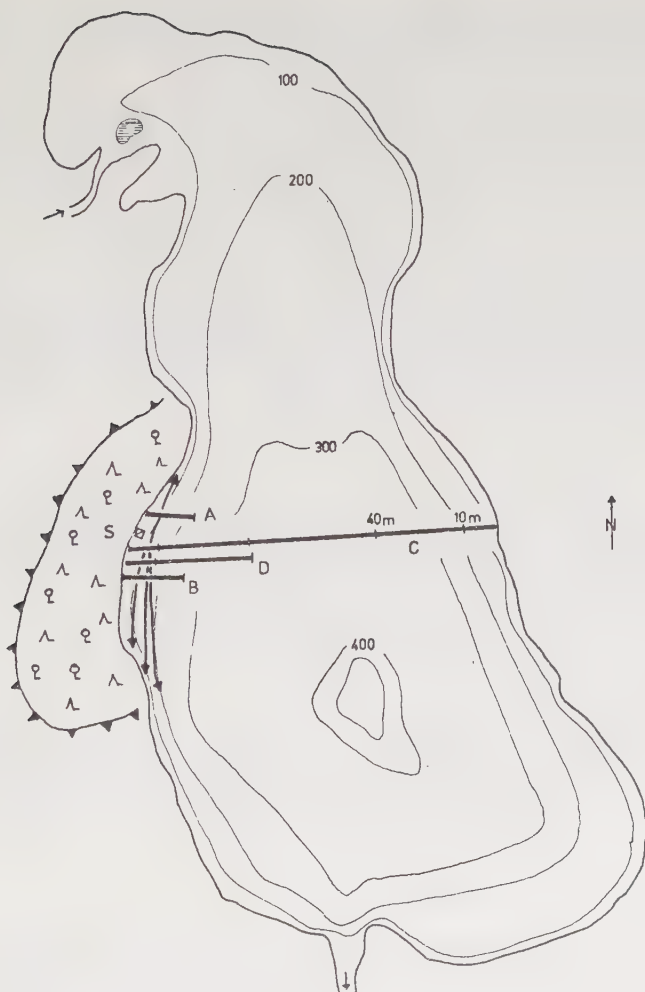


Abb. 1: BANSEE (1 : 1870, nach REGNAUER, unpubl.). - Areal: 3,3 ha, maximale Tiefe: 4 m, Lage: moorige Talsenke bei Seeon, 527 m ü.M. (Näheres siehe GESSNER 1953). - Die Buchstaben kennzeichnen die Strecken, auf welchen die Querprofile A - C aufgenommen wurden. S = Stelle, an der die Versuchsexperimente stattfanden. - Die rot gezeichneten Pfeile beschreiben Richtung und Wegstrecke der Verdriftung der in Versuch C eingesetzten Driftkörper (vgl. S. 6).

Aufgrund der durchgeführten Fangserien (vgl. Abb. 1) werden insgesamt 4 Querprofile dargestellt:

1) Querprofil A vom 13.9.1970

0/10 - Bewölkung, windstill, Zeit: 18¹⁵ - 19⁴⁵. In 1, 2, 5 und 15 m Abstand vom Ufer wurden in 0,5 und 1,5 m Tiefe an jeder Entnahmestelle 4 Schöpfproben entnommen.

2) Querprofil B vom 15.9.1970

0/10 - Bewölkung, windstill, Zeit: 17⁴⁵ - 19⁰⁰. Die Entnahmestellen lagen in 1, 2, 3, 4, 5, 7, 10, 15 und 20 m Entfernung vom Ufer in 0,5, 1,5 und 2,5 m Tiefe. Pro Entnahmestelle wurden 2 Proben geschöpft.

3) Querprofil C vom 20.9.1972

10/10 - Bewölkung, windstill, Zeit: 16³⁰ - 19¹⁵. Nach 4-tägigem, windstillen Herbstwetter mit geschlossener Nebeldecke und gelegentlichem, leichten Nieselregen wurde ein Querprofil mit 32 Entnahmestellen von der westlichen Hälfte (16³⁰ - 17³⁰) und der östlichen Hälfte des Sees (17³⁰ - 19¹⁵) aufgenommen. An jeder Entnahmestelle (Uferentfernung: 0, 1, 2, 3, 5, 10 und 40 m, Tiefen: 0,5, 1,5 und 2,5 m) wurden 5 Stichproben annähernd parallel zum Ufer in Abständen von jeweils 1/2 - 3/4 m entnommen.

Während der Fänge wurden 4 Driftkörper in 1 m Tiefe zwischen 7 und 9 m Uferabstand ausgesetzt. Sie bewegten sich mit einer Geschwindigkeit von maximal 1 cm/s nahezu parallel zum Ufer (vgl. Abb. 1). Das bedeutet, daß während (und vor!) den Fangserien weder Verdriftungen in Richtung Ufer noch vom Ufer weg in Betracht gezogen werden müssen.

4) Querprofil D vom 4.11.1972

0/10 - Bewölkung, windstill, Zeit: 16⁰⁰ - 18⁰⁰. Zu dieser Jahreszeit waren die Myriophyllum - und Nupharbestände am Westufer bereits völlig verschwunden und sowohl das "Arten-spektrum" als auch die jeweiligen Individuenzahlen stark vermindert.

2.2. Ergebnisse

Die Temperaturmessungen während der Aufnahme der Querprofile C und D ergaben in horizontaler und vertikaler Richtung nur

geringe Unterschiede: maximale horizontale Temperaturdifferenz $1,8^{\circ}\text{C}$ (Querprofil C) bzw. $1,5^{\circ}\text{C}$ (Querprofil D). Diese Differenzen sind zu gering, als daß sie für die gefundenen Verteilungsunterschiede der Rotatorien verantwortlich sein könnten.

Die Verteilung der Rotatorien (Abb. 2 - 17) und der Crustaceen (Abb. 18 - 21) wird nach Arten getrennt dargestellt, wobei die Buchstaben A - C angeben, welchem Querprofil die betreffenden Abbildungen zuzuordnen sind. Wenn nicht anders vermerkt, beziehen sich die Artnamen stets auf Weibchen (rudimentäre Zwergmännchen der Rotatorien wurden nur vereinzelt beobachtet).

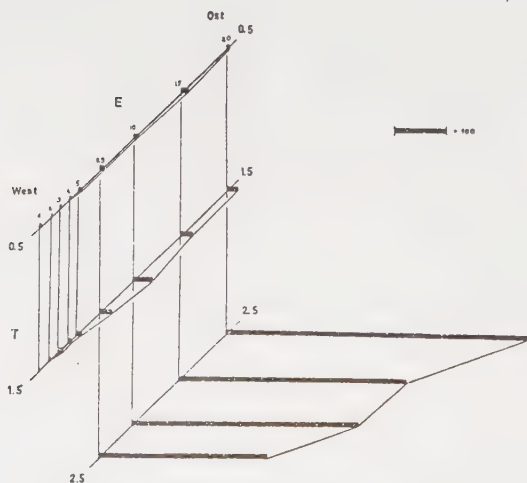
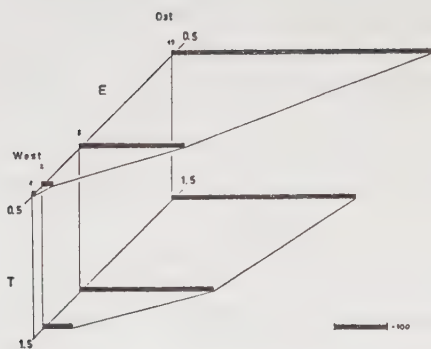


Abb. 2: Horizontalverteilung von *Asplanchna priodonta* (GOSSE 1850) in Querprofil A (oben) und Querprofil B (unten). - Die Länge der schwarz gezeichneten Balken entspricht der Individuenzahl/Entnahmestelle in 2 Litern (vgl. S. 6). Tiefe T und Uferentfernung E sind nicht maßstabgetreu, können jedoch aus Abb. 1 abgeschätzt werden.

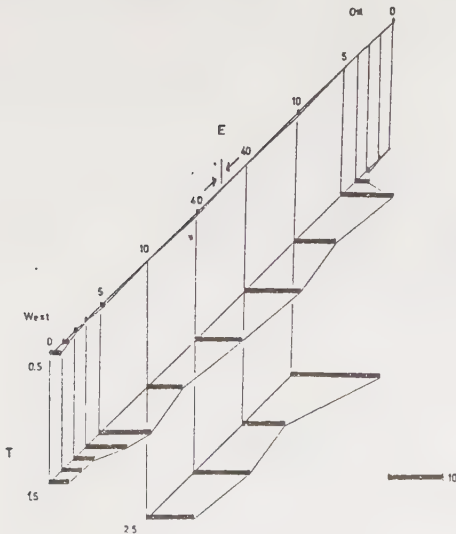
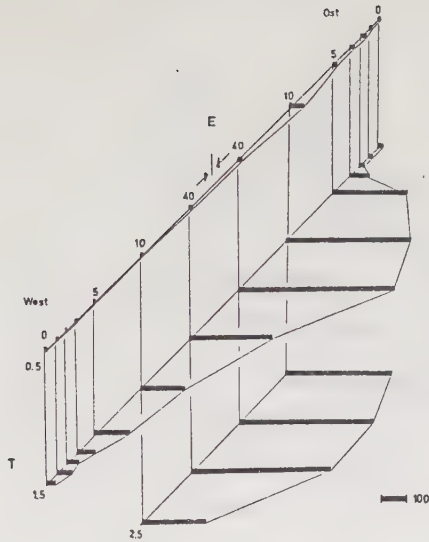


Abb. 3: Horizontalverteilung von *Asplanchna priodonta* in Querprofil C; oben: Weibchen, unten: rudimentäre Zwergmännchen. - Die Länge der schwarz gezeichneten Balken entspricht dem Mittelwert ($n = 5$) der Individuenzahlen/Entnahmestelle, bezogen auf 2 Liter. Die roten Linien geben die Standardabweichung an (vgl. S. 4).

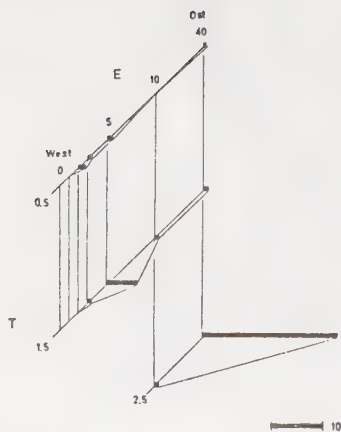
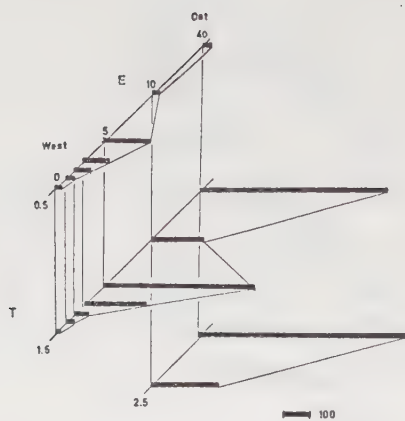


Abb. 4: Horizontalverteilung von Asplanchna priodonta in Querprofil D; oben: Weibchen, unten: rudimentäre Zwergmännchen. - Weitere Angaben vgl. Abb. 3.

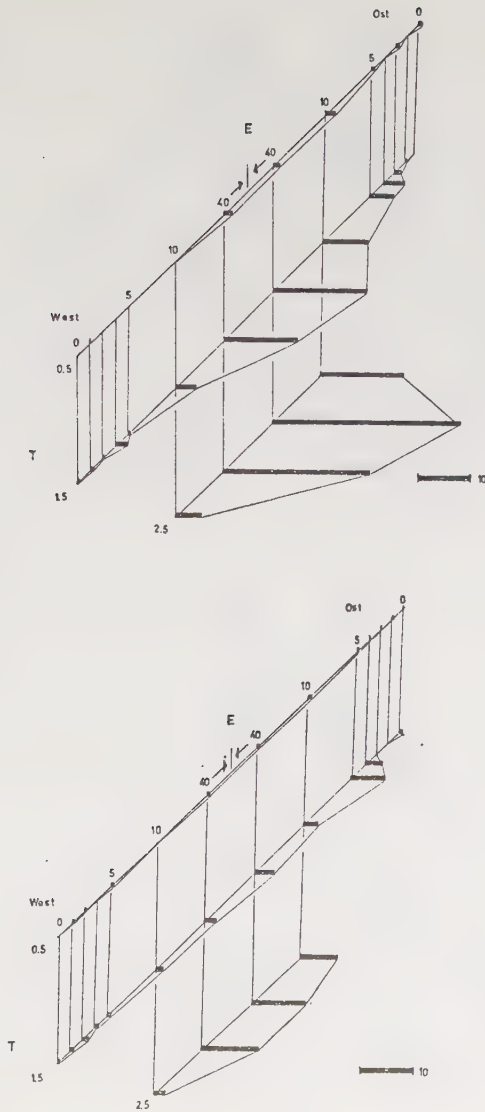


Abb. 5: Horizontalverteilung von *Asplanchna girodi* (DE GUERRE 1888) in Querprofil C; oben: Weibchen, unten: rudimentäre Zwergmännchen. - Weitere Angaben vgl. Abb. 3.

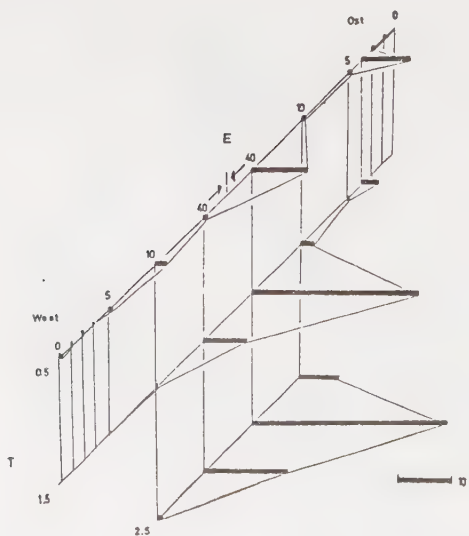
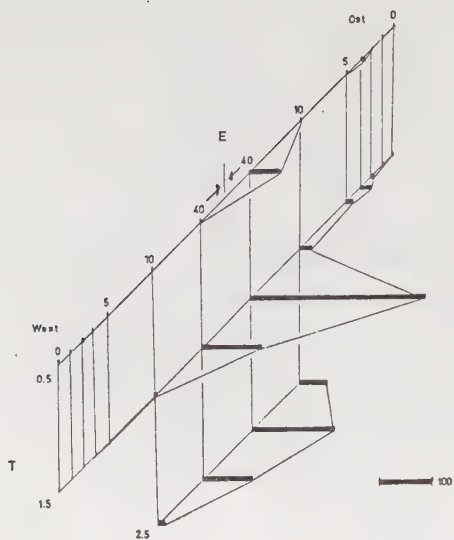


Abb. 6: Horizontalverteilung von *Trichocerca capucina* (LIERZEJSKI 1893) und *Trichocerca spec.* (unten) in Querprofil C. - Weitere Angaben vgl. Abb.3.

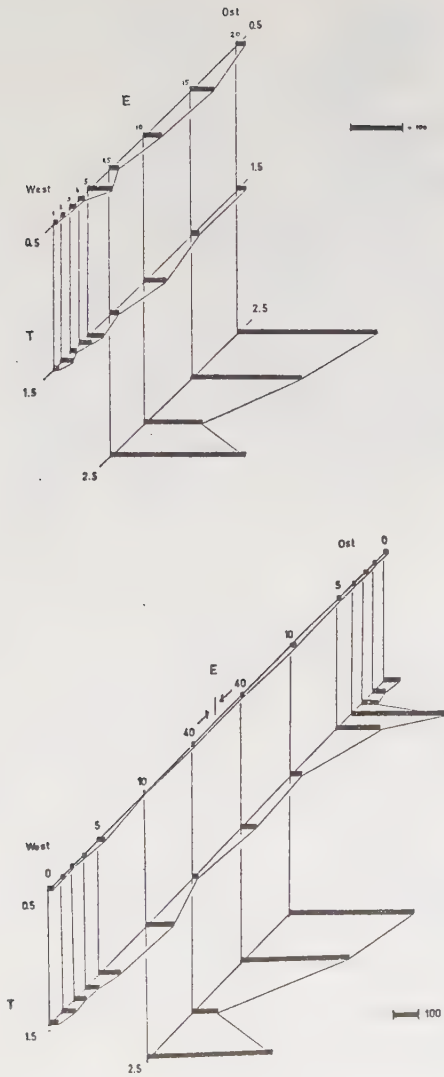


Abb. 7: Horizontalverteilung von Keratella quadrata frenzeli in Querprofil B (oben) und Querprofil C (unten). - Weitere Angaben vgl. Abb. 2 und 3.

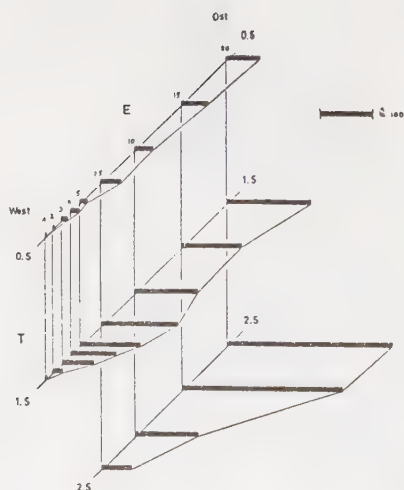
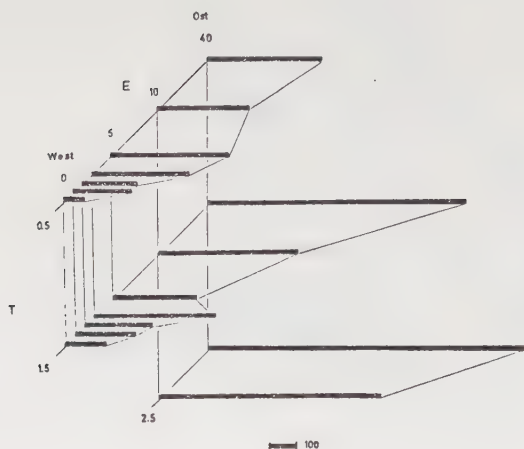


Abb. 8: Horizontalverteilung von Keratella quadrata frenzeli in Querprofil D (oben) und von Synchaeta pectinata (EHRENBERG 1832) in Querprofil B (unten). - Weitere Angaben vgl. Abb. 2 und 3.

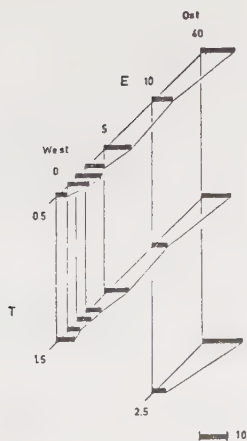
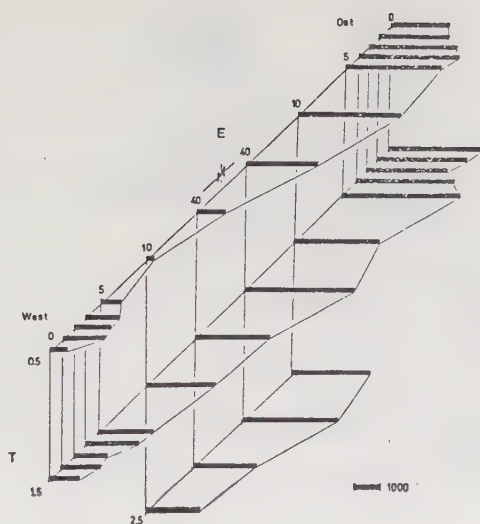


Abb. 9: Horizontalverteilung von *Synchaeta pectinata* in Querprofil C (oben) und Querprofil D (unten). Weitere Angaben vgl. Abb. 3.

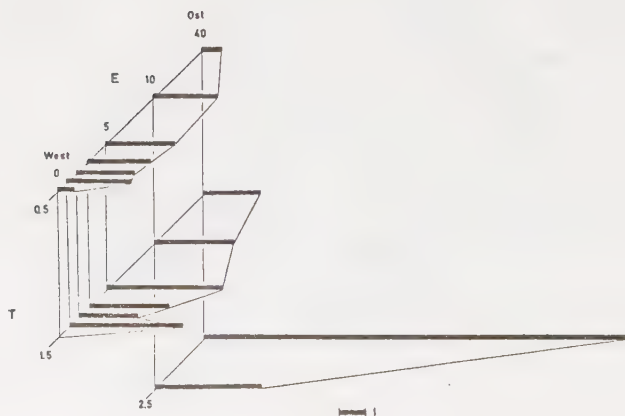
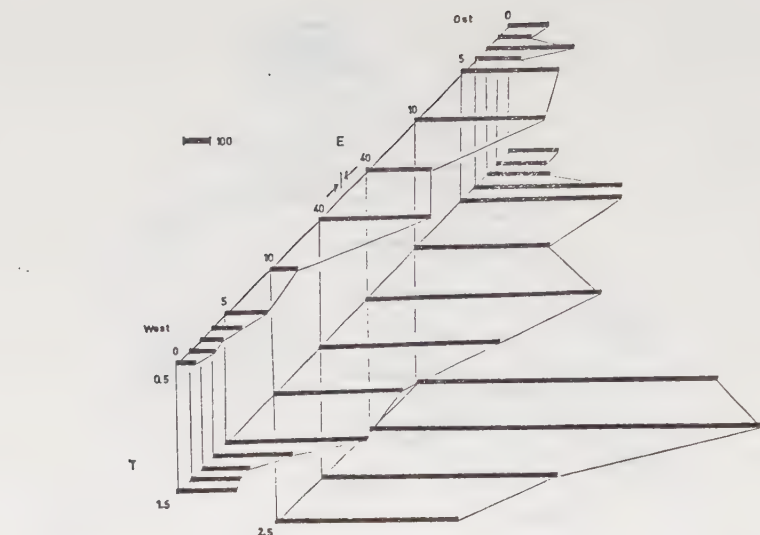


Abb. 10: Horizontalverteilung von *Filinia spec.* in Querprofil C (oben) und Querprofil D (unten). - Weitere Angaben vgl. Abb. 3.

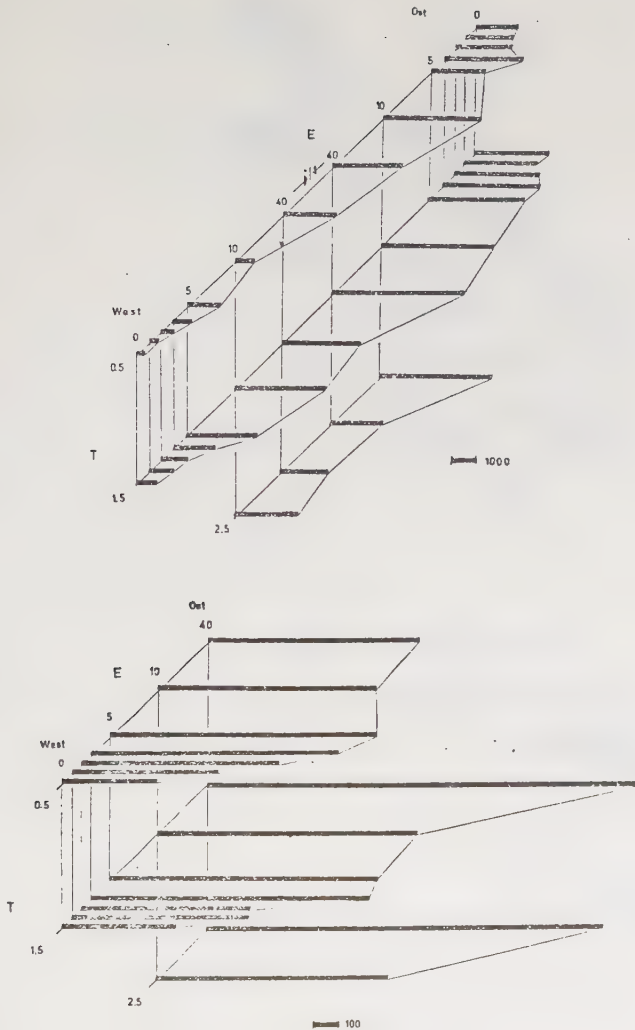


Abb. 11: Horizontalverteilung von *Heratella cochlearis* (aus dem BÄNDEL sind 6 Unterarten bekannt, die nicht unterschieden wurden) in Querprofil C (oben) und Querprofil D (unten). Weitere Angaben vgl. Abb. 3.

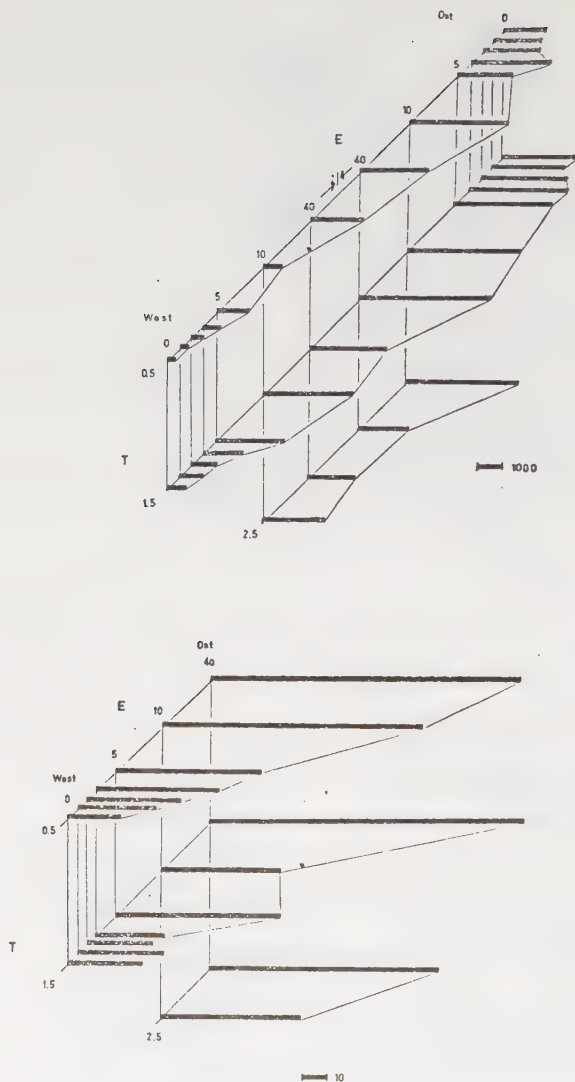


Abb. 12: Horizontalverteilung von *Polyarthra vulgaris* in Querprofil C (oben) und Querprofil D (unten). - Weitere Angaben vgl. Abb. 3.

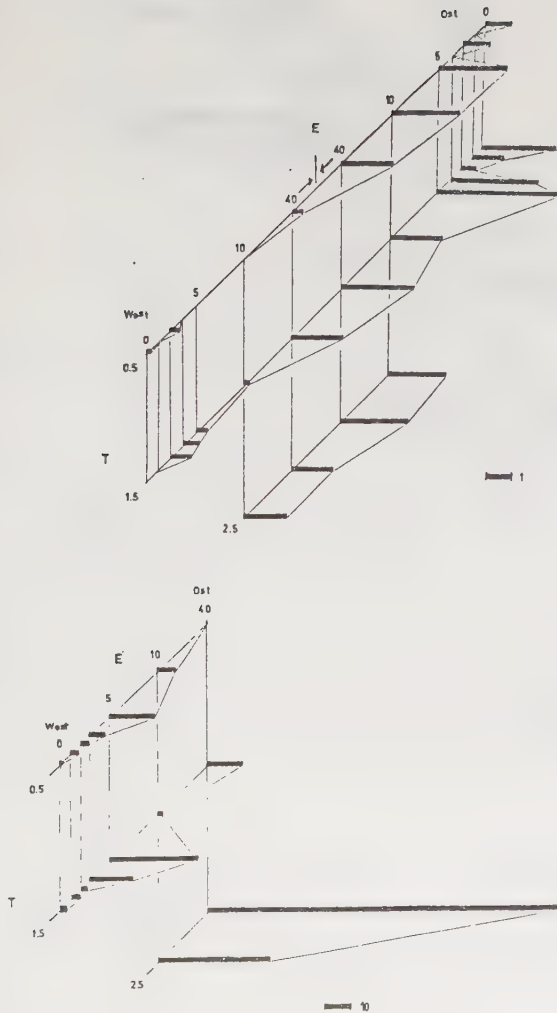


Abb. 13: Horizontalverteilung von Brachionus angularis (GOSSE 1851) in Querprofil C (oben) und Querprofil D (unten). - Weitere Angaben vgl. Abb. 3.

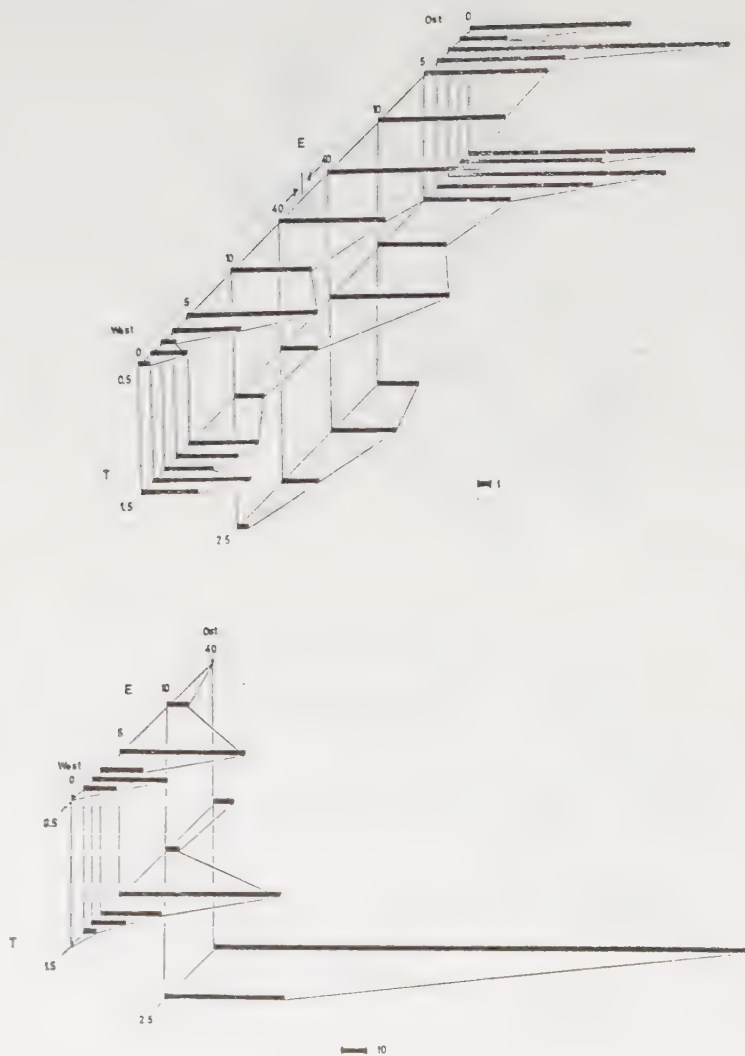


Abb. 14: Horizontalverteilung von Brachionus calyciflorus (PALLAS 1766) in Querprofil C (oben) und Querprofil D (unten). - Weitere Angaben vgl. Abb. 3.

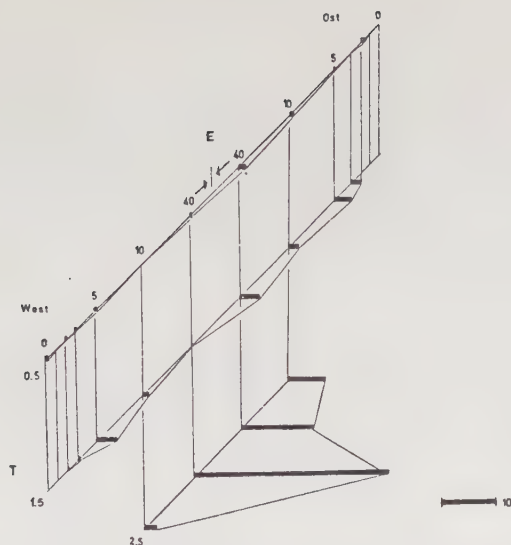


Abb. 15: Horizontalverteilung von *Kellikottia longispina* (KELLICOTT 1879) in Querprofil C. - Weitere Angaben vgl. Abb. 3.

Im Folgenden wird die Verteilung einiger Rotatorienarten, die nur vereinzelt im Litoral auftreten, in schematisierten Seequerschnitten dargestellt (Abb. 16 und 17).

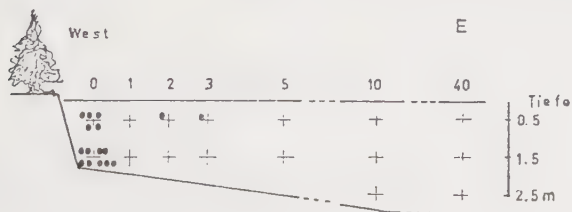


Abb. 16: Horizontalverteilung von *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg 1832) in Querprofil D. - Die pro Entnahmestelle (+) gefangenen Tiere werden durch je einen Punkt symbolisiert.

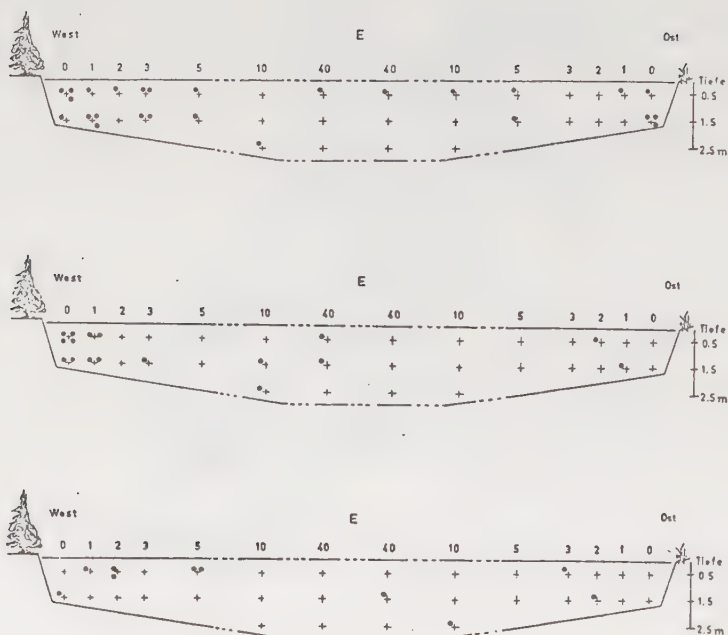


Abb. 17: Horizontalverteilung von Brachionus quadridentatus splendidus (oben), Scaridium longicaudum (MÜLLER 1786) und Mytilina ventralis (unten) in Querprofil C. - Die pro Entnahmestelle (+) gefangenen Tiere werden durch je einen Punkt symbolisiert.

Zum Vergleich mit Rotatorien werden im folgenden Abschnitt die in entsprechenden Fängen ausgezählten Crustaceen dargestellt. Man beachte, daß die Unterschiede in der Konzentration der Tiere auf das Litoral bzw. Pelagial wesentlich deutlicher ausgeprägt sind als bei Rotatorien.

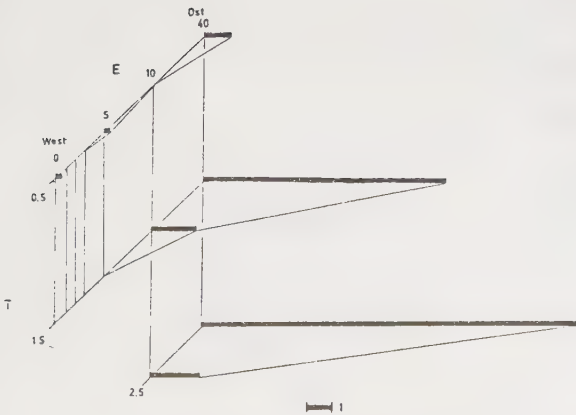
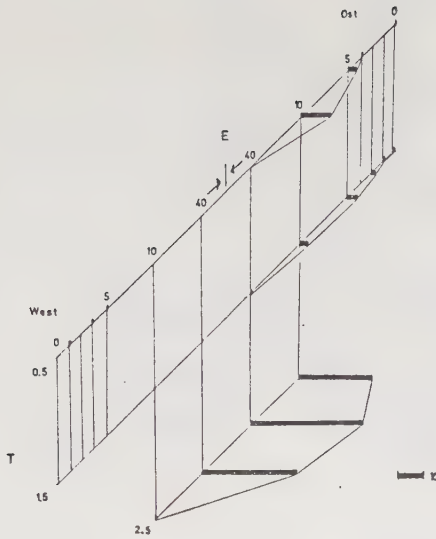


Abb. 18: Horizontalverteilung von *Eudiaptomus gracilis* in Querprofil C (oben) und Querprofil D (unten). - Weitere Angaben vgl. Abb. 3.

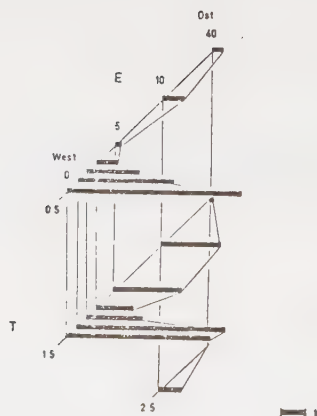
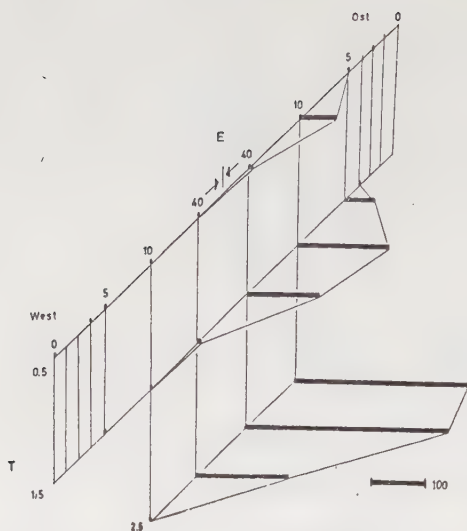


Abb. 19: Horizontalverteilung von *Daphnia cucullata* in Querprofil C (oben) und von *Chydorus sphaericus* (O.F.MÜLLER) in Querprofil D (unten). - weitere Angaben vgl. Abb. 3.

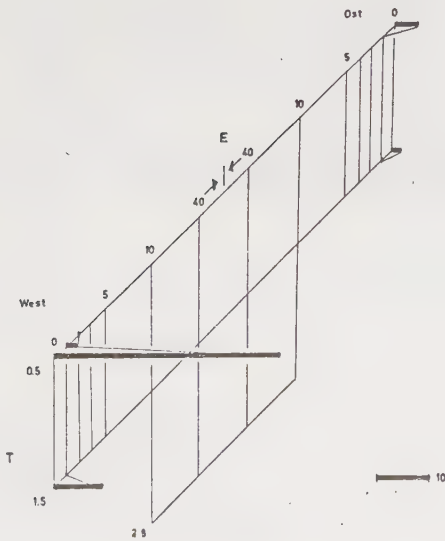
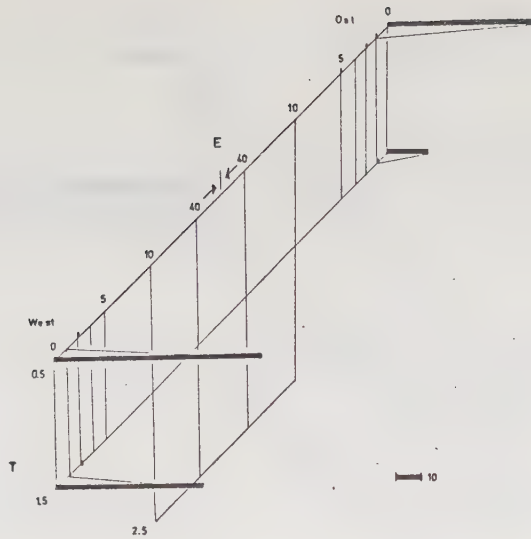


Abb. 20: Horizontalverteilung von *Sida crystallina* (O.F. MÜLLER) (oben) und *Scapholeberis mucronata* (unten) in Querprofil C. - Weitere Angaben vgl. Abb. 3.

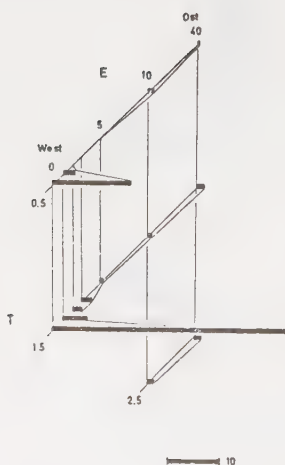
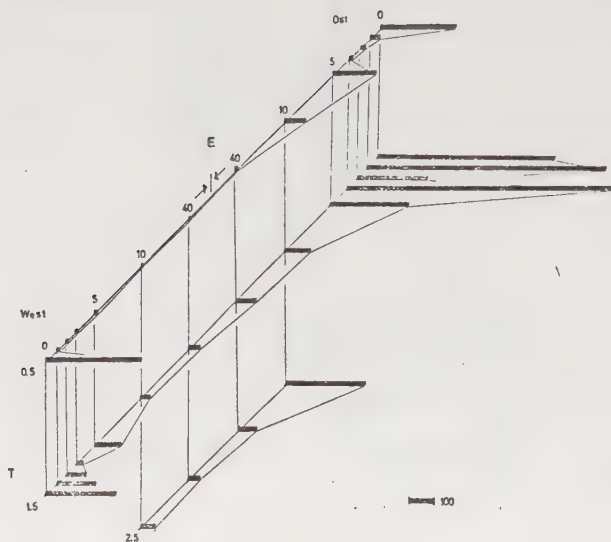


Abb. 21: Horizontalverteilung von *Ceriodaphnia quadrangula* var. *pulchella* (G.O.SARS) in Querprofil C (oben) und in Querprofil D (unten). - Weitere Angaben vgl. Abb. 3;

Aus den graphischen Darstellungen ergibt sich zusammenfassend:

1) Trotz der Unterschiede der mittleren Fangzahlen innerhalb des Pelagials bzw. innerhalb des Litorals zeigt sich in den meisten Fällen sehr klar, daß die Fangzahlen im Uferbereich auffallend niedrig sind bei folgenden Rotatorienarten:

Asplanchna girodi (Abb. 5), Asplanchna priodonta (Abb. 2, 3, 4), Trichocerca capucina (Abb. 6), Synchaeta pectinata (Abb. 8) und Keratella quadrata (Abb. 8). Selbst die Vertreter der Arten: Keratella cochlearis (Abb. 11), Polyarthra vulgaris (Abb. 12) und Filinia spec. (Abb. 10), die auch in Ufernähe vorkommen, nehmen zur Seemitte hin stark zu.

2) Es gibt andere, freischwimmende Rotatorienarten, die nur in Ufernähe anzutreffen sind. Das zeigt sich sehr deutlich, obwohl sie auch dort nur vereinzelt auftreten:

Euchlanis dilatata (Abb. 16), Scaridium longicaudum (Abb. 17) und Brachionus quadridentatus splendidus (Abb. 17).

3) Wesentlich ausgeprägter als bei Rotatorien ist das Vorkommen der Crustaceen entweder auf die uferferne oder auf die ufernahe Zone beschränkt:

Scapholeberis mucronata (Abb. 20), Sida crystallina (Abb. 20), Chydorus sphaericus (Abb. 19) und Ceriodaphnia quadrangula (Abb. 21) findet man nur im Litoral, Eudiaptomus gracilis (Abb. 18) und Daphnia cucullata (Abb. 19) nur im Pelagial.

4) Vertikale Verteilungsunterschiede sind während des Zeitraumes von 2 - 3 Stunden, in welchen die Proben entnommen

wurden, deutlich ausgeprägt:

Asplanchna priodonta (Abb. 3, 4), Kellikottia longispina (Abb. 15), Filinia spec. (Abb. 10) und Keratella quadrata (Abb. 7) unterscheiden sich in dieser Hinsicht auffallend von den fast gleichmäßig in vertikaler Richtung verteilen Keratella cochlearis (Abb. 11) und Polyarthra vulgaris (Abb. 12). Die Crustaceen Sida crystallina (Abb. 20) und Scapholeberis mucronata (Abb. 20) besiedeln hauptsächlich die Oberflächenschichten, Eudiaptomus gracilis (Abb. 18) und Daphnia cucullata (Abb. 19) halten sich in der Tiefe auf.

5) Die Populationsdichte von Rotatorien und Crustaceen ist in der östlichen Hälfte des Sees größer als in der westlichen (Ergebnisse des Querprofils C):

Polyarthra vulgaris (Abb. 12), Keratella cochlearis (Abb. 11), Keratella quadrata (Abb. 7), Filinia spec. (Abb. 10), Synchaeta pectinata (Abb. 9), Brachionus angularis (Abb. 13) und Brachionus calyciflorus (Abb. 14) sind in der östlichen Hälfte häufiger. Filinia spec. (Abb. 10), Trichocerca capucina (Abb. 6), Trichocerca spec. (Abb. 6) sind in allen 3 Tiefen, Asplanchna girodi (Abb. 5) und Asplanchna priodonta (Abb. 3) in 1,5 und 2,5 m Tiefe in 10 und 40 m Entfernung vom Ostufer zahlreicher als in der gleichen Entfernung vom Westufer. Diesen Verteilungsbildern entsprechen auch die von Eudiaptomus gracilis (Abb. 18) und Daphnia cucullata (Abb. 19).

2.3. Diskussion

Die eingangs gestellte Frage ist aufgrund der planktischen Querprofile nicht nur zu bejahen, sondern führt darüberhinaus zu spezielleren Aussagen.

So entspricht das im Vergleich zum Pelagial spärliche Vorkommen vieler Rotatorienarten im Uferbereich den Befunden von PEJLER (1957) und AXELSON (1961) an Seen in Nordschweden. AXELSON (1961) kommt nach der Untersuchung zur Horizontalverteilung von *Keratella cochlearis*, *Asplanchna priodonta*, *Polyarthra vulgaris*, *Synchaeta pectinata* und *Conochilus unicornis* zu dem Schluß: "In almost every sample from the littoral zone one can notice the small number of rotifers" (S. 125). Eine bemerkenswerte Parallele besteht zwischen dem Vorkommen von *Keratella cochlearis* (Abb. 11), *Polyarthra vulgaris* (Abb. 12) und *Filinia spec.* (Abb. 10) im Uferbereich des BANSEEs und deren starkem, zahlenmäßigem Anstieg zur Seemitte hin und folgender Aussage AXELSONs (1961, S. 125): "*Conochilus unicornis* is the most abundant rotifer in the littoral zone, but even this species becomes much more numerous at a distance from the shore."

Derartige Unterschiede in der horizontalen Verteilung der Rotatorien und die räumliche Beschränkung bestimmter Crustaceen entweder auf den Uferbereich oder die uferferne Zone deuten auf eine aktive "Bindung" der Zooplankter an den uferfernen oder ufernahen Biotop des Sees hin und lassen eine Aufspaltung in "Spezialisten" des Litorals oder des Pelagials erwarten.

Aus den Darstellungen werden aber nicht nur horizontale, sondern auch vertikale Verteilungsunterschiede deutlich. Bei

der Betrachtung der innerhalb von 2 - 3 Stunden gewonnenen, mehr statischen "Momentaufnahme" der Planktonverteilung im Querprofil des Sees muß der dynamische Aspekt der tagesperiodischen Vertikalwanderung mit einbezogen werden, wie sie von KROTZ (unpubl.) im BANSEE an *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta pectinata*, *Keratella quadrata* und *Keratella cochlearis* beobachtet wurde. Das bedeutet im vorliegenden Fall, daß die Planktonmassen, die bei der Probenentnahme für die Querprofile immer am Abend in der Tiefe gefangen wurden, zu einem anderen Zeitpunkt - nach KROTZ um die Mittagszeit - die oberen Wasserschichten bevölkern, was bei einem Vergleich der Horizontalverteilungen

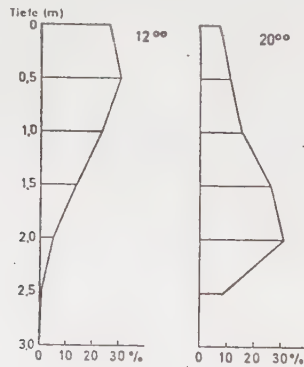


Abb. 22: Vertikalverteilung von *Synchaeta pectinata* im BANSEE am 14.9.1972 um 12⁰⁰ und 20⁰⁰ (nach KROTZ, unpubl.).

auf keinen Fall vernachlässigt werden darf. Von diesem tagesperiodischen Massenwechsel in vertikaler Richtung werden die beschriebenen horizontalen Verteilungsunterschiede in Oberflächennähe nur verstärkt.

Bezüglich der unterschiedlichen Zooplanktendichten in der westlichen und östlichen Hälfte des Sees ist folgendes zu

bemerken: im Westen reicht der Wald direkt bis ans Ufer (Abb. 1), während das östliche Ufer von Schilf, niederen Büschen und Wiesen eingesäumt wird, die erst nach ca. 100 - 150 m in bewaldete Hügel übergehen. In diesem Zusammenhang kann eine Wirkung der "Horizontüberhöhung" (als "Gesamtheit der Umgebung eines Sees, soweit sie sich über die Wasseroberfläche erhebt", SIEBECK 1968, S. 67) des näheren Ufers erwogen werden, die eine unterschiedliche horizontale Uferdistanz der Pelagialtiere zur Folge haben könnte (vgl. Einleitung). Hinzu kommt, daß vielleicht die Dauer der direkten Sonneneinstrahlung, die aufgrund der Schattenwirkung des Waldes am Westufer für die beiden Seehälften unterschiedlich ist, von Einfluß sein könnte.

Die ausgeprägten Strömungen und die starke Wassererneuerung (ca. 10 Tage, nach REGNAUER 1972, unpubl.) sowie die geringen Temperaturänderungen und die annähernd gleichen Sauerstoffverhältnisse bis zum Grund (KROTZ, unpubl., vgl. Abb. 23) während des Zeitraumes, in dem die Querprofile aufgenommen wurden, lassen eher eine gleichmäßige horizontale und vertikale Verteilung der Zooplankter in Ufernähe und in der Seemitte erwarten.

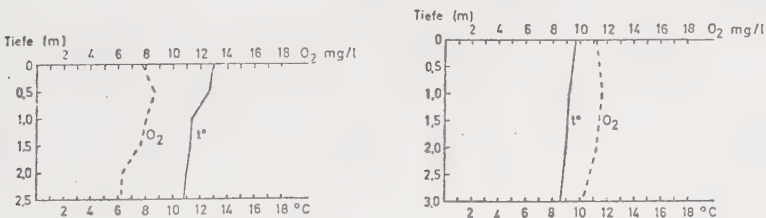


Abb. 23: Sauerstoffverteilung (mg/l) und Temperaturkurve (°C) im HANSEE am 27.9.1972 (links) und am 17.10.1972 (rechts) jeweils um 14⁰⁰ (aus KROTZ, unpubl.). - Entsprechende Werte fand KROTZ wiederholt in dem Zeitraum, in dem die Querprofile C und D aufgenommen wurden (September - November 1972), sodaß die Werte der O₂- und Temperaturverteilung im Prinzip für diesen Zeitabschnitt als repräsentativ angesehen werden können.

Umsomehr überraschen vor allem bei Rotatorien, die im Vergleich zu den Crustaceen wesentlich weniger zur Eigenbeweglichkeit fähig sind, zwei Tatsachen: erstens die auffallend konstante Zunahme der Individuenzahlen mit der Entfernung vom Ufer bei mehreren Arten (*Asplanchna priodonta* in Abb. 2 und 3, *Asplanchna girodi* in Abb. 5, *Trichocerca capucina* in Abb. 6), die in ebenmäßigen Kurvenbildern über den gesamten Seequerschnitt zum Ausdruck kommt. Zweitens der Unterschied zwischen einer fast homogenen Verteilung bestimmter Arten (*Keratella cochlearis* in Abb. 11, *Polyarthra vulgaris* in Abb. 12) in begrenzten Bereichen des Litorals oder des Pelagials und der ausgeprägten räumlichen Beschränkung mehrerer Rotatorienarten auf das Pelagial (*Asplanchna priodonta* in Abb. 2 und 3,) oder die tiefe Wasserschicht (*Kellicottia longispina* in Abb. 15).

Derartige Verteilungsmuster lassen sich durch Verdriftung allein nicht erklären. Sie führen zu dem Schluß, daß sie Folge eines aktiven Verhaltens sind.

Wenn die Temperatur und die Sauerstoffverteilung keine charakteristischen, räumlichen Unterschiede während des Untersuchungszeitraumes erkennen lassen, liegt es nahe, die von SIEBECK (1968) für das Orientierungsverhalten von Crustaceen im Uferbereich als maßgeblich erwiesene Helligkeitsverteilung im Raum auch für Rotatorien als entscheidend in Erwägung zu ziehen.

Die Verteilungsbilder weisen zwar durch eine deutliche Trennung in Pelagial- und Litoralbewohner auf eine Habitatbindung hin, doch lassen sich daraus noch keine speziellen Verhaltensweisen ableiten, die zu solchen Verteilungsbildern führen könnten: dazu sind Experimente erforderlich. Als

hauptsache erreicht soll: Wie ver-
halten sich pelagial- und
litorale Stationen, wenn sie
im Uferbereich ausgesetzt
werden?

3. Freilandexperimente: Wie verhalten sich Pelagial- und Litoralrotatorien, wenn sie im Uferbereich ausgesetzt werden? (Freilandexperimente im Litoral)

3.1. Methode

Das für orientierungsphysiologische Untersuchungen von SIEBECK (1968) entwickelte Plexiglasrundbecken (Arena) ist an seiner Peripherie in 18 nach oben und zum Zentrum hin geöffnete, gleichgroße Radialkammern aufgeteilt; die Öffnungen der Radialkammern, die zum Zentrum hinweisen, können durch senkrechtes Einschieben eines konzentrischen genau eingepaßten Plexiglasringes (Mittelring MR, vgl. Abb. 24) gleichzeitig verschlossen werden. Dünne, mit elastischer Kunststoffolie überzogene Schaumgummistreifen auf der Außenfläche und der Unterkante des Mittelrings sichern zusätzlich die Abdichtung*, zwischen den Wänden der Radialkammern und dem Mittelring. Der so abgegrenzte, zentrale Bereich des Rundbeckens wird als Zentralraum bezeichnet (Abb. 24).

Das Plexiglasrundbecken nach SIEBECK (1968) wurde so abgeändert, daß der Zentralraum und jede der 18 Radialkammern durch verschließbare Öffnungen im Boden entleert werden können. In kreisrunde Bohrungen im Zentrum und in der Mitte des Bodens der 18 Kammern wurde je ein 2 cm langes Rohrstück eingefügt, über das ein zweiter, konzentrischer und exakt angepaßter Rohrstutzen geschoben und mittels Bajonettverschluß verankert werden konnte. Das Ende des Rohrstücks war mit Planktongaze überzogen, sodaß zwar das Wasser

*) Da die Größe der getesteten Rotatorien zwischen 100 - 500 μ liegt, mußte auf die Abdichtung besonders Wert gelegt werden.

ablaufen konnte, wenn das Becken über die Seeoberfläche gehoben wurde, die Tiere aber aus jeder der durch den Mittelring abgeschlossenen Kammern auf der Gaze zurückblieben.

Vor Versuchsbeginn wurden die Tiere mit einem Planktonnetz in der Regel in den Oberflächenzonen gefangen, in getönten Glasgefäßen (zur Verminderung der plötzlichen Lichtintensitätszunahme) ans Ufer gebracht und dort ca. 20 - 30 Minuten den veränderten Lichtbedingungen ausgesetzt.

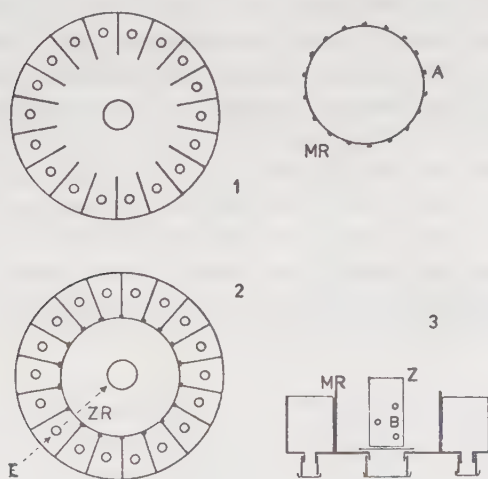


Abb. 24: Plexiglasrundbecken (Arena). 1 = Aufsicht, der Mittelring (MR) ist nicht eingefügt. 2 = Aufsicht mit eingesetztem Mittelring. 3 = Querschnitt. - Die Abdichtungsstreifen (A) auf dem Mittelring sind rot gezeichnet. Z = Rohrzylinder mit Bohrungen (B), die mit Gaze verschlossen sind. ZR = Zentralraum des Rundbeckens. E = Öffnungen, durch die das Wasser beim Entleeren des Zentralraumes bzw. der 18 Radialkammern abfließen kann.

Während der Aufbewahrung der Tiere im Litoral wurde das Rundbecken im Uferbereich an einer genau markierten Stelle erschütterungsfrei so aufgestellt, daß seine Oberkante 0,5 - 1 cm über den Wasserspiegel ragte. Die im Zentrum des Beckenbodens gelegene, mit Gaze abgegrenzte Öffnung wurde mit einer dünnen Plexiglasplatte bedeckt, auf welcher ein mit mehreren Bohrlöchern versehener Plexiglasrohrzylinder stand. Die Bohrlöcher waren mit Planktongaze überzogen. Durch diese Einrichtung war ein Wasserabfluß aus dem Rohr- zylinder bis auf das Niveau des Wasserstandes in der Arena nach dem Hineinschütten des Fanges noch vor Versuchsbeginn möglich. Erst wenn die Wasserbewegungen in der Arena völlig zum Stillstand gekommen waren, wurde der Rohrstutzen langsam und mit äußerster Vorsicht aus dem Wasser gehoben (Versuchsbeginn). Nun konnten sich die eingesetzten Tiere vom Zentrum der Arena aus ungehindert in alle Himmelsrichtungen bewegen. In der Regel nach 30 Minuten (Versuchsende) wurde zur Abdichtung der Radialkammern der Mittelring eingeschoben und die Arena langsam horizontal über den Wasserspiegel gehoben, sodaß das Wasser ablaufen konnte. Danach wurde jede einzelne Kammer gründlich ausgespült, damit alle Tiere auf die Netze der an den Kammerböden befindlichen Rohrstutzen gelangten. Aus diesen wurden die Tiere in Glasflaschen umgefüllt und mit Formol fixiert.

Die graphische Darstellung der Verteilung der Tiere auf die Radialkammern erfolgte auf zweierlei Weise: a) Die Abbildung der Ergebnisse von gleichzeitig mehreren Arten in einem Diagramm wird durch die Darstellung im rechtwinkligen Koordinatensystem ermöglicht, wobei auf der Abszisse die Ziffern, welche die Radialkammern kennzeichnen und die Himmelsrichtungen aufgetragen sind. Auf der Ordinate werden die Individuenzahlen pro Art und Kammer in % der Gesamtzahl angegeben. Diese Darstellungsweise wurde in den Kapiteln 3 - 4.2.1 gewählt. b) Bei den weiteren speziellen Untersuchungen zur Analyse des Verhaltens (Kapitel 4.2.2. ff.) wird zur besseren Vergleichbarkeit der Befunde das Ergebnis

für jede Art einzeln in jeweils einem Kreisdiagramm dargestellt: die Ziffern an dessen Peripherie kennzeichnen die Radialkammern, während die vom Zentrum ausgehenden, schwarz gezeichneten Balken die Individuenzahlen pro Art und Kammer in % der Gesamtzahl angeben.

Zur Charakterisierung der topographischen Verhältnisse im Umkreis des Versuchsplatzes wurde die Horizontüberhöhung (Definition vgl. S. 31) durch Bestimmung der Höhenwinkel (Abb. 25) mittels eines Theodolithen im Umkreis von 360° von der Stelle aus vermessen, an welcher sich während der Experimente das Zentrum des Rundbeckens befand.

Das "Panorama" der Horizontüberhöhung, wie es über der Wasseroberfläche sichtbar wird, tritt jedoch unter der Wasseroberfläche aufgrund der Strahlungsbrechung, die durch das SNELLIUS'sche Gesetz beschrieben wird, verändert in Erscheinung:

$$n = \frac{\sin \beta}{\sin \beta'}$$

β = Einfallswinkel, β' = Brechungswinkel, n = Brechungsindex (1,333 für Wasser bei 20°C und bei 589 nm).

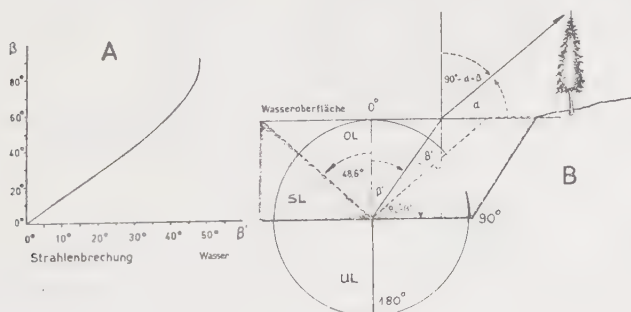


Abb. 25: A = Strahlenbrechung Luft/Wasser. B = Schema: Strahlengang Luft/Wasser mit Darstellung der charakteristischen Bereiche der räumlichen Helligkeitsverteilung unter Wasser. OL = Oberlicht, SL = Seitenlicht, UL = Unterlicht. α = Höhenwinkel. (aus SIEBECK 1968, S. 59, verändert).

Aus Abb. 25 folgt, daß die Veränderung des gesamten Helligkeitsmusters über der Wasseroberfläche durch die Strahlenbrechung im Prinzip darin besteht, daß es auf einen Bereich "zusammengedrängt" wird, der innerhalb des doppelten Grenzwinkels ($2 \cdot 48,6^\circ$) unter Wasser sichtbar wird. Deshalb ist im Folgenden für jeden Versuchsplatz das Panorama der Horizontüberhöhung so dargestellt, wie es über und unter der Wasseroberfläche in Erscheinung tritt (vgl. zB. Abb. 29).

Unmittelbar vor oder nach Versuchsablauf erfolgte die Messung der räumlichen Helligkeitsverteilung unter Wasser vom Zentrum des Rundbeckens aus. Das Gehäuse für das dazu verwendete Photoelement, dessen Öffnungswinkel durch parallel gelagerte, schwarze Metallröhren auf 20° eingengt war (SIEBECK 1968), konnte über einen elektromagnetischen Steuermechanismus vom Ufer aus in 20° -Schritten um eine vertikale Achse im Mittelpunkt des kreisrunden Photoelementes gedreht werden.

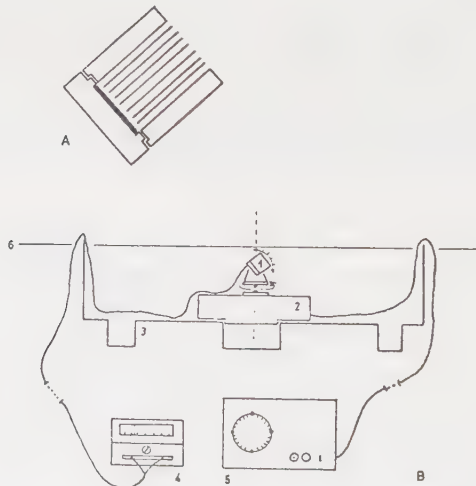


Abb. 26: A = Meßkopf mit parallel gelagerten Metallröhren zur Einengung des Öffnungswinkels auf 20° . Das Photoelement ist rot gezeichnet. B = Meßeinrichtung zur Ermittlung der räumlichen Helligkeitsverteilung unter Wasser; 1 = Meßkopf, 2 = Gehäuse des Drehmechanismus, 3 = Arena, 4 = Multiflex-Galvanometer, 5 = Steuerpult.

Nach Messung des Helligkeitswertes in Richtung Zenit wurde das Photoelement um 20° , 40° , 60° und 90° aus dem Lot geneigt. Bei diesen Stellungen konnten im Verlauf einer Drehung um 360° jeweils 18 Helligkeitswerte mittels eines Multiflex-Galvanometers registriert werden. Die - bildlich gesprochen - von einer (über der Arena gedachten) Halbkugel abgetasteten, einzelnen Helligkeitswerte, aus denen sich das Gesamtmuster der räumlichen Helligkeitsverteilung zusammensetzt, werden auf eine horizontale Ebene projiziert und in einem Kreisdiagramm in relativen Einheiten (bezogen auf den maximalen Helligkeitswert = 100 %) dargestellt. Der in Richtung Zenit gemessene Wert befindet sich im Zentrum der Abbildung. In den folgenden konzentrischen Ringflächen sind die je 18 bei 20° , 40° , 60° und 90° - Stellung des Photoelementes gefundenen Werte eingetragen. Am Rande des Kreisdiagramms kennzeichnen die Ziffern 1 - 18 die Radialkammern, in deren Richtung die entsprechenden Meßwerte ermittelt wurden.

Nach SIEBECK (1968) wird das räumliche Helligkeitsmuster unter Wasser durch 3 Bereiche charakterisiert (vgl. Abb. 25):

- 1) "Oberlichtbereich" = Bereich innerhalb des doppelten Grenzwinkels
- 2) "Seitenlichtbereich" = Bereich außerhalb des doppelten Grenzwinkels zwischen $48,6^\circ$ und 90° .
- 3) "Unterlichtbereich" = Bereiche außerhalb des doppelten Grenzwinkels zwischen 90° und 180° .

Bei 0° , 20° und 40° - Stellung des Photoelementes werden somit Helligkeitswerte im Oberlicht-, bei 60° und 90° im Seitenlichtbereich gemessen. Auf die Messung des Unterlichtbereichs konnte verzichtet werden, nachdem bei verschiedenartigen Helligkeitsmustern des Untergrundes (hervorgerufen durch schwarze oder braune Stoffunterlage, Kieselsteine, Holz, Felsgestein, Seekreide)

ausgezogene Linie (kreisförmig oder gerade) in den Darstellungen der Helligkeits - bzw. der Tierverteilung im Bereich der entsprechenden Radialkammern angedeutet.

3.2. Ergebnisse.

3.2.1. Experimente mit Litoralrotatorien.

Aus den Querprofilen (Abb. 2 - 17, vgl. auch S. 27, 29) und nach mehreren Autoren (AXELSON 1961, BERZINS 1958, PEJLER 1957) steht fest, daß die Uferzone im Vergleich zum Pelagial generell sehr arm an freischwimmenden Rotatorien ist. Dieser Tatsache mußte durch Anreicherung der Litoraltiere vor Beginn der Experimente Rechnung getragen werden.

Es wurden folgende Formen ausgewählt:

- a) *Euchlanis dilatata* (EHRENBURG 1832), Fam. Brachionidae, besitzt einen "Augenfleck" (VOIGT 1957) und einen gut entwickelten Fuß von $1/3 - 1/5$ Körperlänge (300μ). Die Form ist typisch für das Litoral (CARLIN 1943, VOIGT 1957, EDMONDSON 1959, KING 1972, RUTTNER-KOLISKO 1973) und wurde im BANSEE in den Myriophyllumbeständen am flachen Nordufer gefangen.
- b) *Microcodon clavus* (EHRENBURG 1830), Fam. Brachionidae, hat nach VOIGT (1957) "einen Augenfleck auf großem Gehirn" (S. 405) und weist einen Fuß von der Hälfte der Körperlänge (200μ) auf. Diese Form kommt hauptsächlich in Teichen und im Litoral vor (VOIGT 1957, EDMONDSON 1959).
- c) *Keratella valga*, Fam. Brachionidae, ist mit einem Augenfleck ausgestattet, besitzt keinen Fuß und tritt

in kleinen Gewässern (Teiche, Torfstiche) auf (CARLIN 1943, VOIGT 1957, RUTTNER-KOLISKO 1973).

Microcodon clavus und *Keratella valga* wurden aus einem Moorweiher (dem "NAUMANN-Teich" nach GESSNER 1953, S. 563) in der Nähe des GRIESSEES bei SEEON 60 bis 90 Minuten vor Versuchsbeginn entnommen, sofort in Kühlgefäßen zum BANSEE transportiert und wie die Pelagialtiere und *Euchlanis dilatata* aufbewahrt.

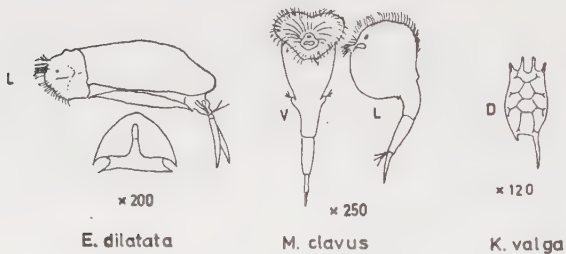


Abb. 28: *Euchlanis dilatata* (nach EDMONDSON 1959, verändert), *Microcodon clavus* und *Keratella valga* (nach EDMONDSON 1959 und VOIGT 1957, verändert).

Zum Vergleich wurden neben den 3 beschriebenen Litoralformen im gleichen Experiment berücksichtigt: *Asplanchna priodonta* als Pelagialvertreter des BANSEES, sowie der Pelagialkrebs *Eudiaptomus gracilis* und der Litoralkrebs *Chydorus sphaericus*.

Die topographischen Daten und die Lage des Versuchsplatzes (S) vom BANSEE sind aus Abb. 1 zu entnehmen. Die Horizontüberhöhung am Versuchsplatz ist in Abb. 29 dargestellt.

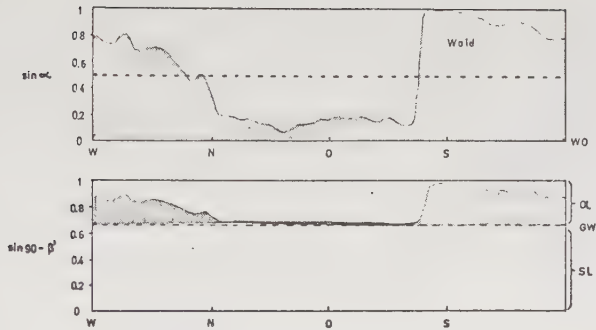


Abb. 29: Horizontüberhöhung am Versuchsplatz S des BANSEEs, über der Wasseroberfläche ($\sin \alpha$) und unter Berücksichtigung des Brechungswinkels ($\sin 90 - \beta'$). - WO = Wasseroberfläche, GW = Grenzwinkel, OL = Oberlichtbereich, SL = Seitenlichtbereich. - Der Höhenwinkel von 30° ist durch die rot gestrichelte Linie angedeutet. (Die Legende gilt auch für die Darstellungen der Horizontüberhöhungen an den Versuchsarten der übrigen Seen).

Am BANSEE wurden die folgenden Experimente durchgeführt:

1. Versuch: 12.10.1972, $15^{00} - 15^{30}$, 0/10 - Bewölkung, windstill.
2. Versuch: 13.10.1972, $14^{50} - 15^{20}$, 0/10 - Bewölkung, windstill.
3. Versuch: 13.10.1972, $15^{50} - 16^{20}$, 0/10 - Bewölkung, windstill.

Die Ergebnisse der Versuche sind in Abb. 30 und 31 dargestellt.

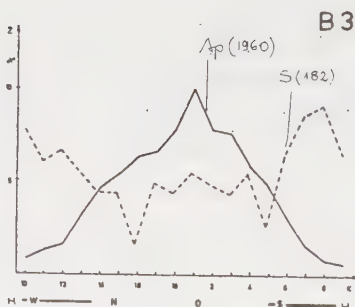
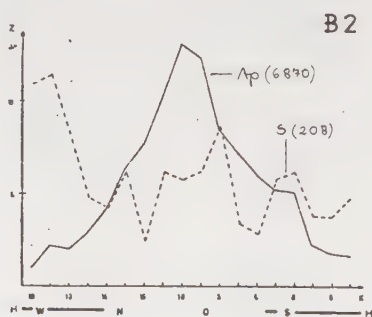
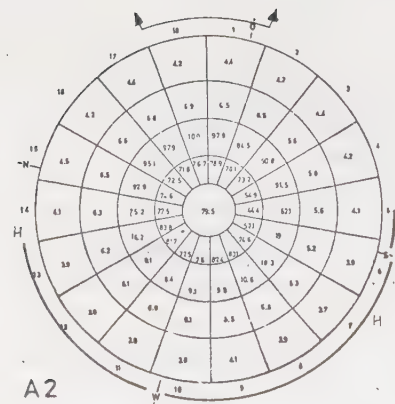
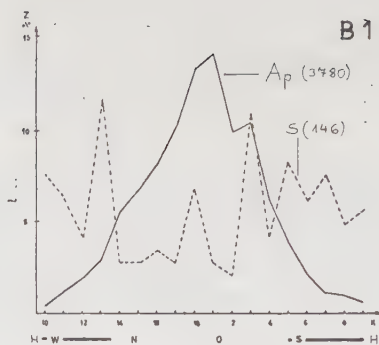
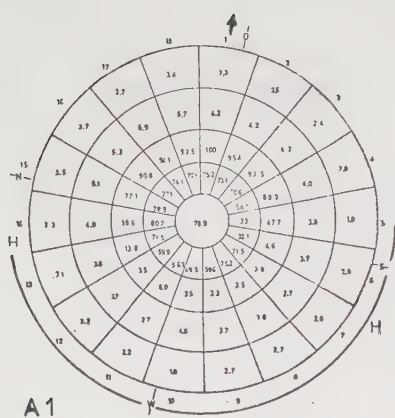


Abb. 30: A = Helligkeitsverteilung, A 1 gilt für Versuch 1, A 2 im Prinzip für die Versuche 2 und 3. - Grauton: Helligkeitswerte unter 10 % des Maximalwertes. Periphere Kreislinie: Bereich der Horizontüberhöhung, der den Höhenwinkel von 30° übersteigt (H). Pfeil: Von Asplanchna priodonta bevorzugte Richtung. B 1 - B 3: Verteilung des Pelagialrädertiers Asplanchna priodonta (Ap:—) und des Litoralbewohners Euchlanis dilatata (E: - - -) in den Versuchen 1 - 3. - Ordinate: Anzahl der Tiere in % der Gesamtzahl (in Klammern angegeben), der in den 18 Radialkammern (Abszisse) gefangenen Tiere. Der Bereich der Horizontüberhöhung, der den Höhenwinkel von 30° übersteigt, ist durch die dick ausgezogene Linie parallel zur Abszisse angegeben (H). Die Legende gilt im Prinzip für die weiteren Abbildungen.

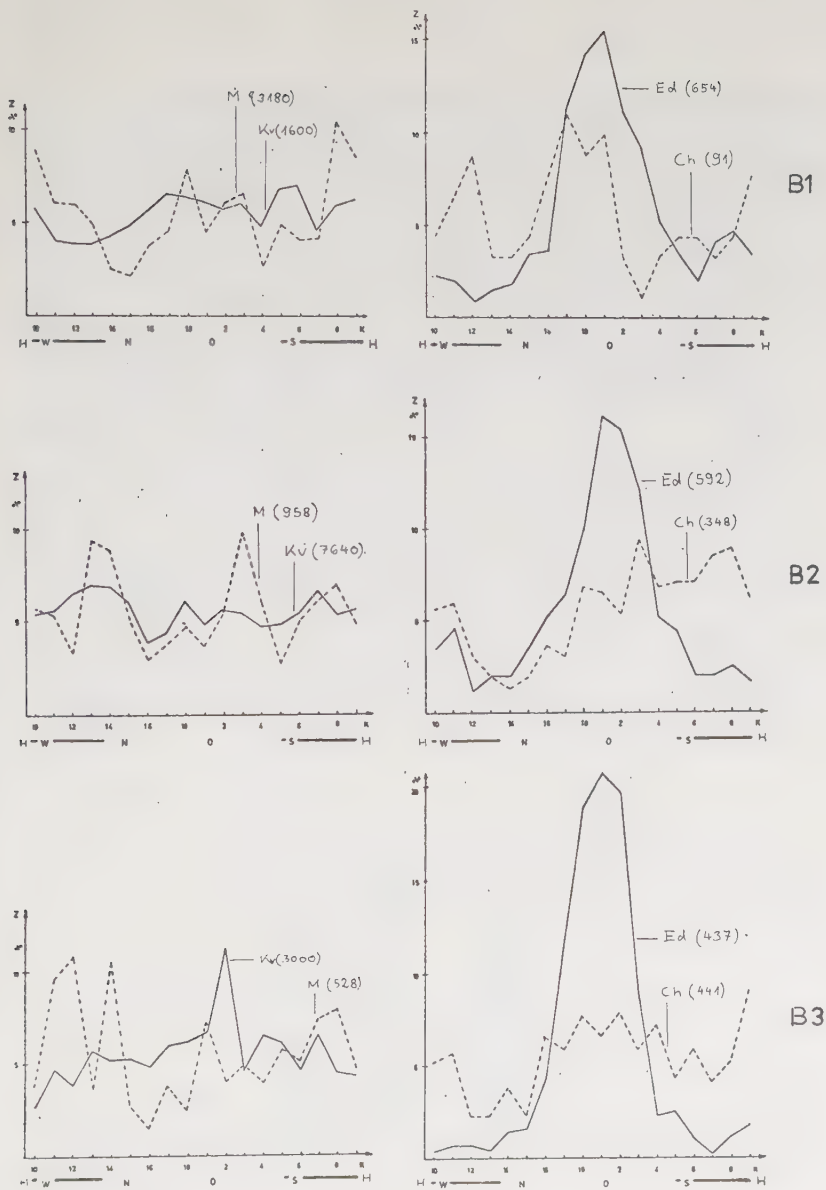


Abb. 31: B 1 - B 3 (links): Verteilung von *Keratella valga* (Kv:—) und *Microcodon clavus* (M:---) in den Versuchen 1 - 3. B 1 - B 3 (rechts): Verteilung des zum Vergleich beobachteten Pelagialkrebsses *Eudiaptomus gracilis* (Ed:—) und des Litoralkrebsses *Chydorus sphaericus* (Ch:---) in den Versuchen 1 - 3. Nähere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 30.

Das Ergebnis kann wie folgt zusammengefaßt werden:

- 1) Die Kreisverteilung in der Arena läßt für die Litoralrotatorien *Euchlanis dilatata*, *Microcodon clavus* und *Keratella valga* keine konstante Bevorzugung einer bestimmten Richtung erkennen. Im Gegensatz dazu schwimmt *Asplanchna priodonta* als Vertreter des Pelagials vom Zentrum der Arena stets bevorzugt in diejenigen peripheren Radialkammern, die in Richtung Pelagial liegen. Ein entsprechender Unterschied besteht zwischen den zum Vergleich eingesetzten Pelagial- und Litoralcrustaceen.
- 2) Das unterschiedliche Verhalten des Pelagialbewohners *Asplanchna priodonta* und des Litoralvertreters *Euchlanis dilatata* kommt auch darin zum Ausdruck, daß von Letzterer ein verhältnismäßig kleiner Anteil der Tiere die Peripherie der Arena erreicht (Abb. 32).

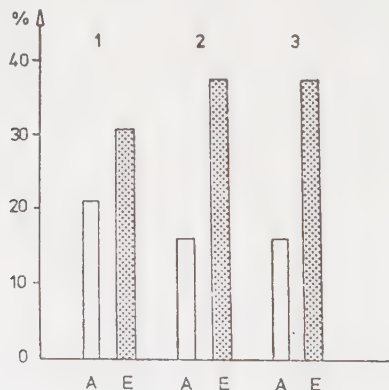


Abb. 32: Anteil (in % der Gesamtzahl der eingesetzten Tiere) von *Euchlanis dilatata* (E: punktiert) und *Asplanchna priodonta* (A: weiß), der die peripheren Radialkammern der Arena in den Versuchen 1 - 3 nicht erreichte und so nach Versuchsende im zentralen Bereich der Arena gefunden wurde (vgl. Abb. 24).

Die geschilderten Untersuchungen sprechen dafür, daß es zwischen *A s p l a n c h n a p r i o d o n t a* als einem Vertreter der Freiwasserzone und *E u c h l a n i s d i l l a t a t a*, *M i c r o c o d o n c l a v u s* und *K e r a t e l l a v a l g a* als Vertretern der Litoralzone einen wesentlichen Verhaltensunterschied gibt: *A s p l a n c h n a* bevorzugt in Ufernähe Wander-richtungen zum Pelagial, während die Litoralrotatorien unter gleichen Bedingungen keine bestimmte Wanderrichtung vorziehen.

Ob dieser Verhaltensunterschied, den *A s p l a n c h n a* erkennen läßt, ebenso für andere Pelagialrotatorien gilt, auch an anderen Seen zu beobachten und somit zu verallgemeinern ist, sollte durch die folgenden Untersuchungen geklärt werden.

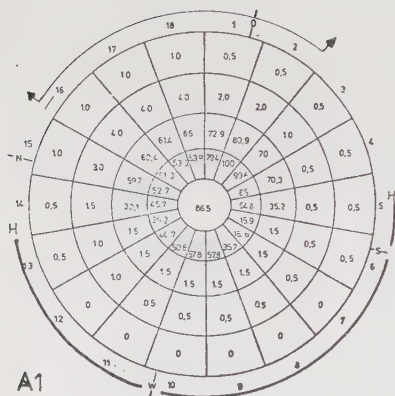
2.2. Gelten die bisher gefundenen Ergebnisse auch für andere Arten und für andere Seen ?

2.2.1. Versuche am BANSEE

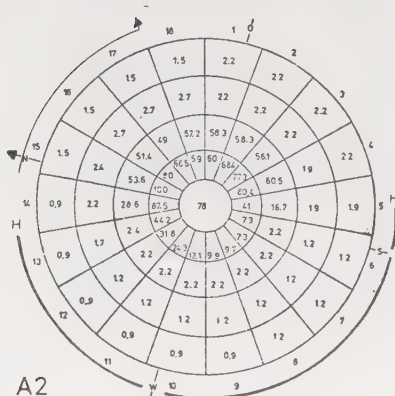
Es werden die Ergebnisse von 3 Experimenten (Versuchsplatz S, vgl. Abb. 1 und Abb. 29) unter Berücksichtigung der Rotatorien: *A s p l a n c h n a p r i o d o n t a*, *S y n c h a e t a p e c t i n a t a* und *K e r a t e l l a q u a d r a t a* behandelt; zum Vergleich wurde auch der Copepode *E u d i a p t o m u s g r a c i l i s* ausgezählt.

1. Versuch: 18.8.1970, 18²⁰ - 18⁵⁰, Bewölkung: 3/10, windstill
2. Versuch: 23.8.1970, 17⁴⁵ - 18¹⁵, Bewölkung: 7/10, windstill
3. Versuch: 14.10.1970, 10²⁰ - 10⁵⁰, Bewölkung: 10/10, windstill, leichter Regen.

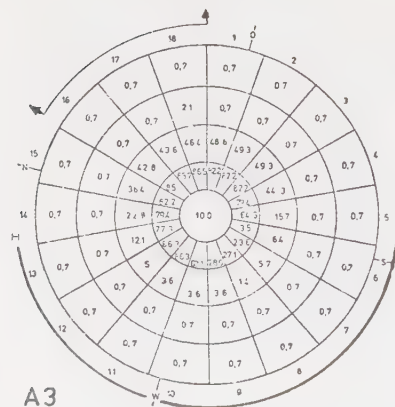
Alle Ergebnisse sind in Abb. 33 zusammengestellt.



A1



A2



A3

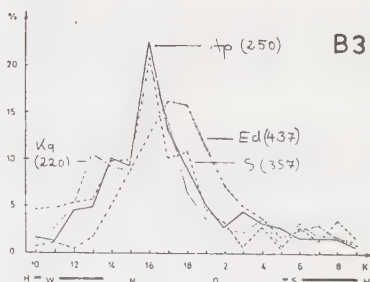
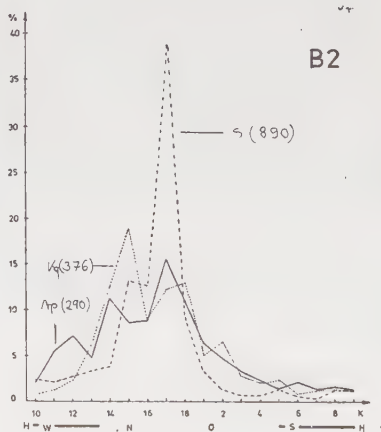
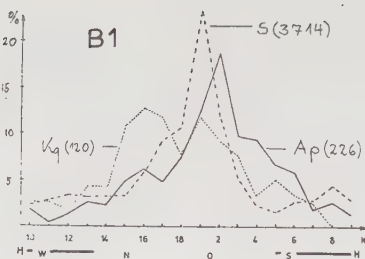


Abb. 33: Ergebnisse der Experimente am BANSEE. A 1 - A 3: Helligkeitsverteilungen für die Versuche 1 - 3; die Himmelsrichtungen, in welche die Tiere bevorzugt wandern, sind durch verbundene Pfeile näherungsweise angedeutet. B 1 - B 3: Verteilung von *Asplanchna priodonta* (Ap:—), *Synchaeta pectinata* (S:---), *Keratella quadrata* (Kq:....) und *Eudiaptomus gracilis* (Ed:----) in den Versuchen 1 - 3. Näheres vgl. Legende Abb. 30.

3.2.2.2. Versuche am KROTTENSEE/SALZBURG

Alle Experimente fanden am Ostufer des Sees stets an der gleichen Stelle (P, Abb. 34) jeweils nach Sonnenuntergang und bei 0/10 - Bewölkung statt, wobei *Asplanchna priodonta* und vergleichsweise die Cladocere *Ceriodaphnia quadrangula* berücksichtigt wurden.

1. Versuch: 22.7.1971, 18⁴⁰ - 19¹⁰, windstill.
2. Versuch: 25.7.1971, 18⁴⁰ - 19¹⁰, windstill.
3. Versuch: 25.7.1971, 19³⁰ - 20⁰⁰, windstill.
4. Versuch: 7.10.1971, 17³⁵ - 18⁰⁵, windstill.
5. Versuch: 8.10.1971, 16⁴⁰ - 17¹⁰, windstill.

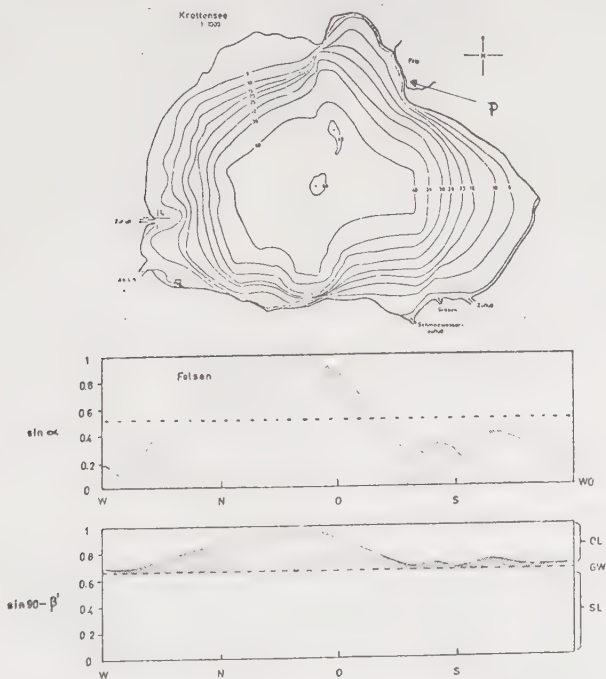


Abb. 34: Karte des KROTTENSEES mit Versuchsplatz P und der Horizontüberhöhung an diesem Ort. Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 29.

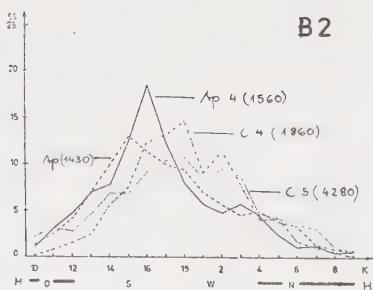
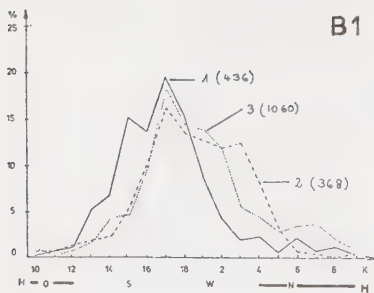
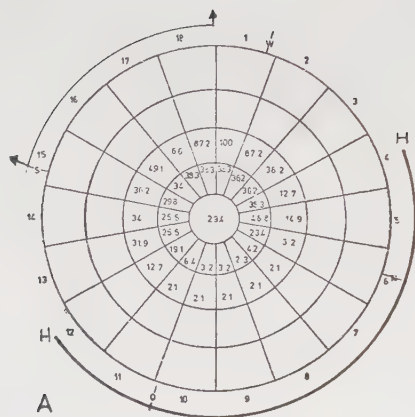


Abb. 35: Ergebnisse der Experimente am KROTTENSEE.
A: Helligkeitsverteilung (gilt im Prinzip für die Versuche 1 - 5). - B 1: Verteilung von *Asplanchna priodonta* in Versuch 1: —, 2: - - -, 3:; B 2: Verteilung von *Asplanchna priodonta* in Versuch 4: —, 5: - - -; Verteilung von *Ceriodaphnia quadrangula* in Versuch 4: - - -, 5:, Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 30.

3.2.2.3. Versuche am LUNZER OBERSEE.

Die Experimente wurden am Westufer (P, Abb. 36) durchgeführt. In der Regel waren Vertreter folgender Arten in ausreichender Individuenzahl vorhanden: *Filinia spec.*, *Keratella quadrata* und *Synchaeta spec.*. Zum Vergleich wurde die Cladocere *Daphnia longispina* berücksichtigt.

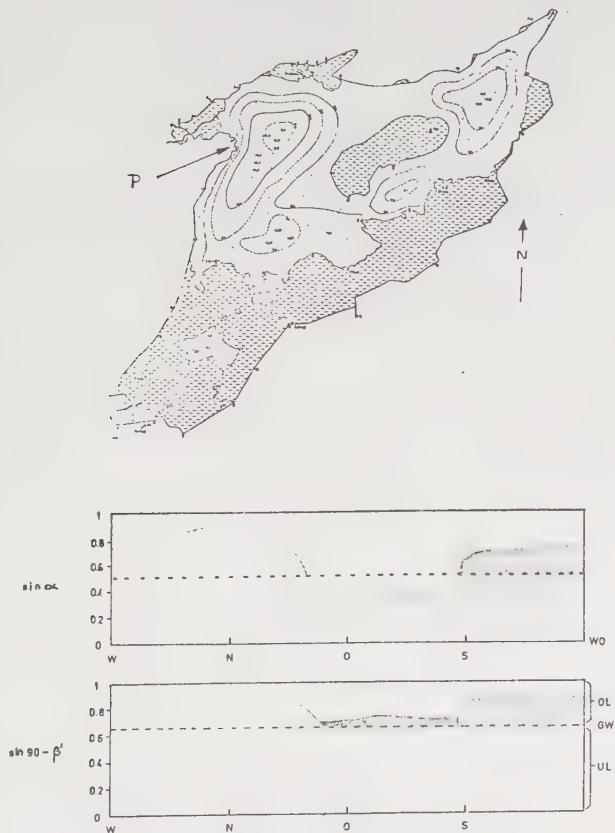


Abb. 36: Karte des LUNZER OBERSEES mit dem Versuchsplatz P am Westufer und der Horizontüberhöhung an diesem Ort. Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 29.

Es wurden Versuche bei 10/10 und 0/10 - Bewölkung durchgeführt; bei wolkenlosem Himmel strahlte die Sonne auf das Rundbecken.

Versuche bei 10/10 - Bewölkung:

1. Versuch: 2.9.1971, 11¹⁵ - 11⁴⁵, windstill.
2. Versuch: 5.9.1971, 10¹⁰ - 10⁴⁰, windstill.
3. Versuch: 5.9.1971, 9⁰⁰ - 9³⁰, windstill.

Versuche bei wolkenlosem Himmel (0/10 - Bewölkung)

4. Versuch: 4.9.1971, 8¹⁵ - 8⁴⁵, windstill, Sonnenazimut in Richtung Kammer 18.
5. Versuch: 4.9.1971, 12⁴⁰ - 13¹⁰, windstill, Sonnenazimut in Richtung Kammer 4.

Die Ergebnisse der Experimente sind in Abb. 37 und 38 zusammengestellt.

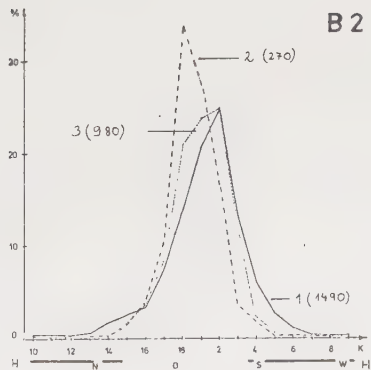
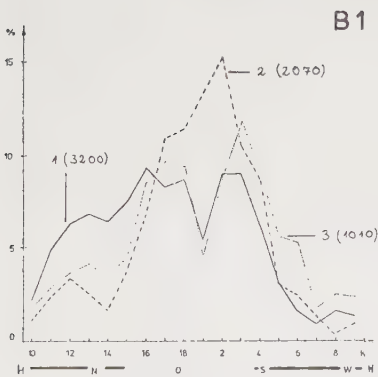
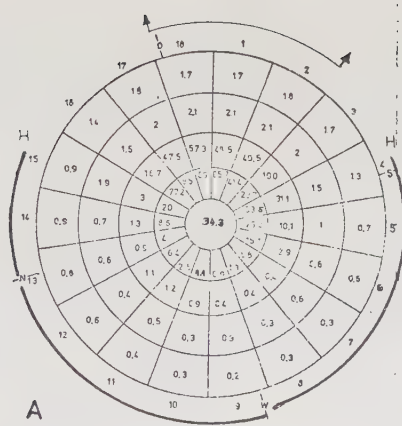


Abb. 37: Ergebnisse der Experimente am Westufer des LUNZER OBERSEES bei 10/10 - Bewölkung (Versuche 1 - 3). A: Helligkeitsverteilung (gilt im Prinzip für alle 3 Versuche). B 1: Verteilung von Keratella quadrata (Kq) in den Versuchen 1 - 3. B 2: Verteilung von Daphnia longispina (Dl) in den Versuchen 1 - 3. Es gilt für beide Arten: Versuch 1:—, 2:- - -, 3:.....; Man beachte die unterschiedliche Streuung von Rotatorien (links) und Crustaceen(rechts). Weitere Einzelheiten vgl. Abb. 30.

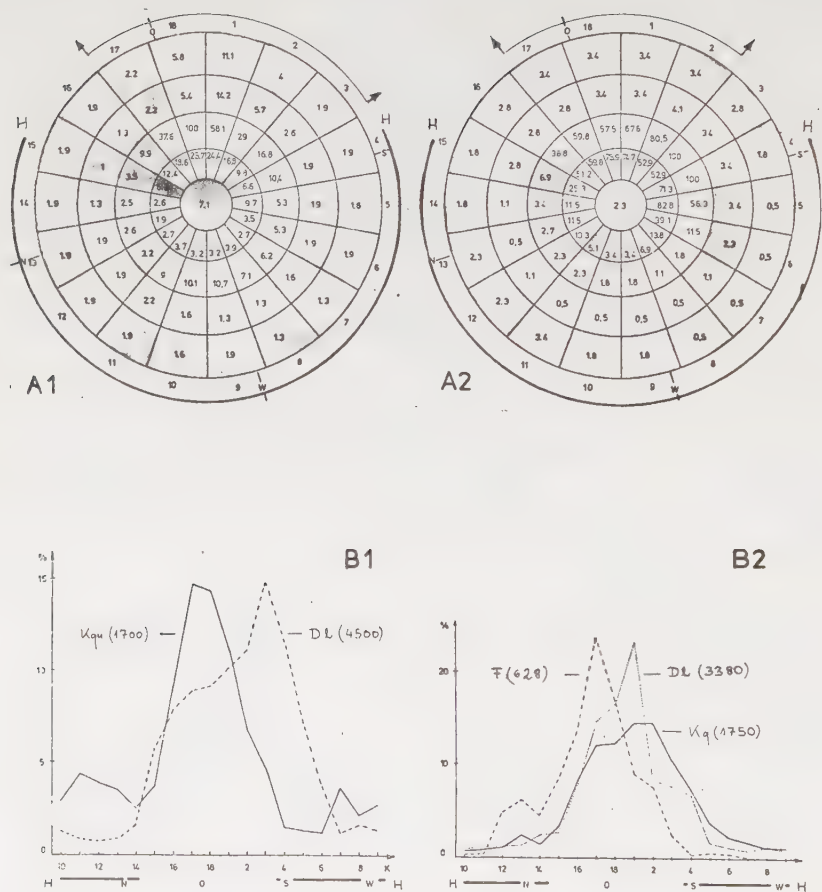


Abb. 38: Ergebnisse der Experimente am Westufer des LUNZER OBERSEES bei 0/10 - Bewölkung und Sonneneinstrahlung. A 1 und A 2: Helligkeitsverteilungen zu den Versuchen 4 und 5. - B 1: Verteilung von *Keratella quadrata* (Kq:—) und *Daphnia longispina* (Dl: - - -) in Versuch 4. - B 2: Verteilung von *Keratella quadrata* (Kq:—), *Filinia spec.* (F: - - -) und *Daphnia longispina* (Dl:) in Versuch 5.

3.2.2.4. Versuche am LUNZER UNTERSEE.

Alle Experimente fanden am Südufer (P, Abb. 39) statt, wobei *Asplanchna priodonta* und *Daphnia longispina* berücksichtigt wurden.

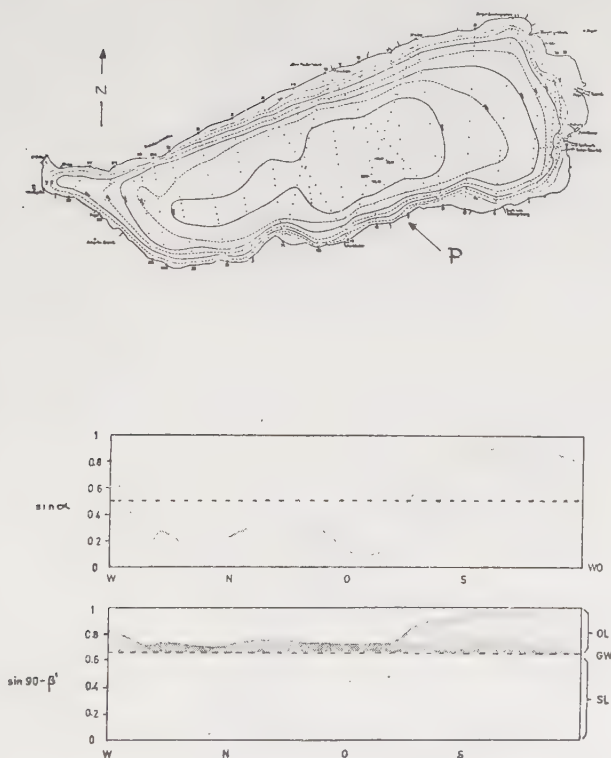


Abb. 39: Karte des LUNZER UNTERSEES mit Versuchsplatz P und der Horizontüberhöhung an diesem Ort. Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 29.

Folgende Versuche wurden bei wolkenlosem Himmel im Schatten des Waldes am Südufer durchgeführt:

1. Versuch: 2.10.1971, 16⁴⁵ - 17¹⁵, windstill.
2. Versuch: 2.10.1971, 17³⁵ - 18⁰⁵, windstill.

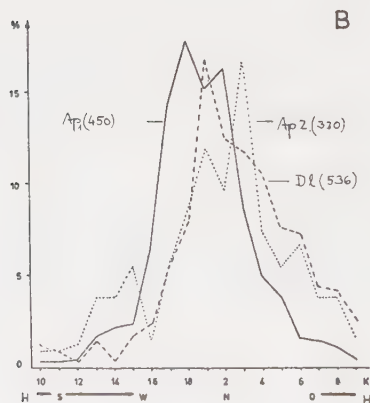
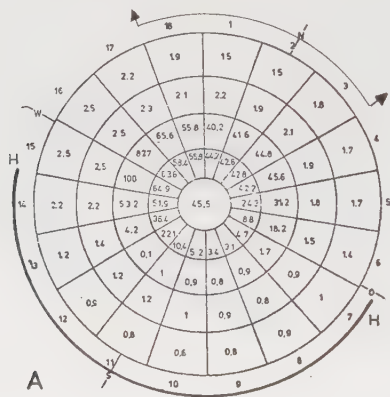


Abb. 40: Ergebnisse der Experimente am LUNZER UNTERSEE. -
A: Helligkeitsverteilung (gilt im Prinzip für beide Versuche).
B: Verteilung von *Asplanchna priodonta* (Ap) in Versuch 1:—, 2:, und von *Daphnia longispina* (Dl) in Versuch 1:— - -. Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 30.

Aus den zuletzt geschilderten Experimenten mit Pelagialrotatorien aus verschiedenen Seen ergibt sich:

Unabhängig von der Witterung und vom Versuchsort waren die höchsten Individuenzahlen sowohl bei den geprüften Rotatorienarten, wie auch bei den vergleichsweise beobachteten Copepoden und Cladoceren stets in solchen Radialkammern anzutreffen, die vom Zentrum des Versuchsbeckens aus gesehen in Richtung Pelagial lagen. Daraus folgt, daß diese Tiere - im Gegensatz zu den Litoralrotatorien (vgl. Kap. 3.2.1.) - bevorzugt in Richtungen wandern, die sie vom Ufer fortführen.

Die Darstellungen der Helligkeitsverteilung und der Horizontüberhöhung lassen erkennen, daß die bevorzugten Wanderrichtungen stets in der Horizontalprojektion der größten Helligkeitswerte des Helligkeitsmusters liegen. Dieser Bereich befindet sich in der Regel gegenüber der ufernahen Horizontüberhöhung.

In den folgenden Experimenten soll geprüft werden, ob diese Kriterien für die Wahl der Wanderrichtung ausschlaggebend sind.

4. Welcher Bereich des für die Ufernähe typischen, räumlichen Helligkeitsmusters ist für die Wahl der Wanderrichtung der Pelagialrotatorien wesentlich?

4.1. Experimente mit sukzessiver Abschirmung von Unter-, Seiten- und Oberlichtbereich.

Wie bereits auf Seite 39 erwähnt, kann das räumliche Helligkeitsmuster unter Wasser in 3 Bereiche aufgeteilt werden: Ober-, Seiten- und Unterlichtbereich. Aufgrund der bisherigen Ergebnisse besteht der Verdacht, daß das Helligkeitsmuster im Oberlichtbereich unter den natürlichen Bedingungen im Litoral für die Wahl der Wanderrichtung wesentlich ist. Da man den Seiten- bzw. Unterlichtbereich ohne Beeinflussung des Oberlichtbereiches verändern kann, läßt sich durch die folgenden 3 Versuchsanordnungen prüfen, ob der Unterlichtbereich tatsächlich entscheidend ist.

Das Versuchsbecken wird in der 1. Versuchsreihe auf eine schwarze Unterlage gestellt (Abb. 41, A), wodurch der gesamte Unterlichtbereich abgedunkelt ist. In der 2. Versuchsreihe wird zusätzlich der Seitenlichtbereich (Abb. 41, B) und in der 3. Versuchsreihe ausschließlich der Oberlichtbereich abgedunkelt (Abb. 41, C).



Abb. 41: Schema zur Anordnung der 3 Versuchsreihen, die alle am gleichen Ort (S) am BANSEE stattfanden. - Abschirmung von Unterlicht: A, Unterlicht und Seitenlicht: B, und Oberlicht: C. WO = Wasseroberfläche.

In den Versuchsreihen A, B und C wurden folgende Rotatorienarten untersucht: *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta pectinata* und *Keratella quadrata*. Zum Vergleich wurde der Copepod *Eudiaptomus gracilis* beobachtet.

A. Abschirmung des Unterlichtbereichs (Abb. 41, A):

1. Versuch: 22.9.1972, 14²⁰ - 14⁴⁰, windstill.
2. Versuch: 13.10.1972, 15⁵⁰ - 16²⁰, windstill.

B. Abschirmung der Unter- und des Seitenlichtbereichs:

Es wurde ein schwarzer Ring verwendet, der so weit von der Arena entfernt aufgestellt war, daß der Winkel zwischen der Arenawand und einer gedachten Verbindungslinie von der Oberkante des Rings zum Arenaboden 48,6° betrug (Abb. 41, B). Im Falle einer geringeren Entfernung des schwarzen Ringes würde der Oberlichtbereich für ein Tier, das sich der Arena-peripherie nähert, zunehmend eingeengt werden. Für die Interpretation der Versuchsergebnisse ist es aber wichtig, daß das Helligkeitsmuster innerhalb der Arena gleich ist.

1. Versuch: 10.9.1972, 14¹⁵ - 14⁴⁵, windstill.
2. Versuch: 10.9.1972, 15¹⁵ - 15⁴⁵, windstill.

C. Abschirmung des Oberlichtbereichs:

Es wurde eine kreisrunde Platte verwendet, deren Rand mit einem die Wasseroberfläche gerade berührenden Stoffsaum versehen war (Abb. 41, C).

1. Versuch: 10.10.1972, 16¹⁵ - 16⁴⁵, windstill.
2. Versuch: 13.10.1972, 17¹⁰ - 17⁴⁰, windstill.

Die Ergebnisse der 3 Versuchsreihen sind in Abb. 42 - 44 zusammengestellt.

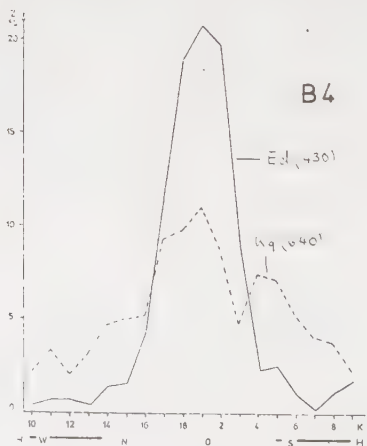
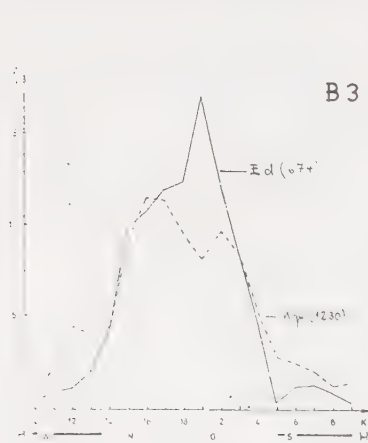
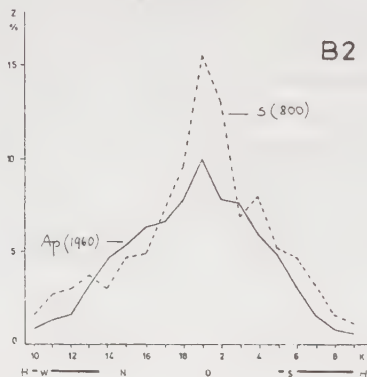
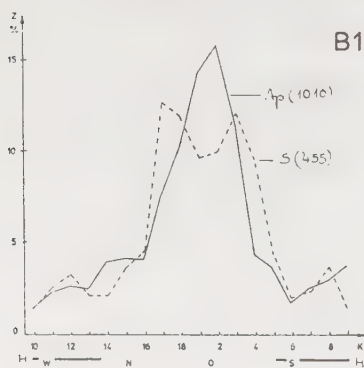
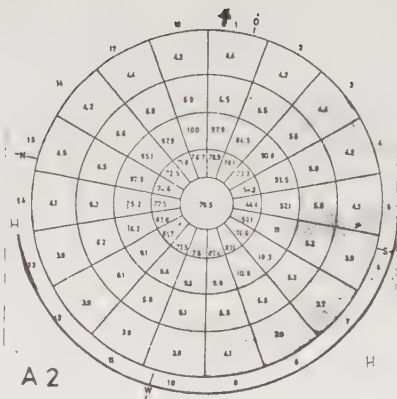
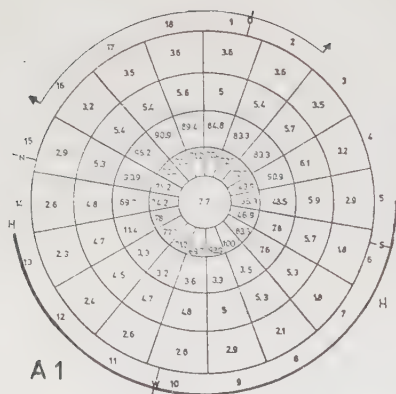


Abb. 42: Ergebnisse der Versuchsreihe A mit Verdunklung des Unterlichtbereichs. A 1 und A 2: Helligkeitsverteilung für die beiden Versuche. Links: Versuch 1 (B 1 und B 3), rechts: Versuch 2 (B 2 und B 4). B 1 und B 2: Verteilung von *Asplanchna priodonta* (Ap:—) und *Synchaeta pectinata* (S:--). B 3 und B 4: Verteilung von *Keratella quadrata* (Kq:---) und von *Eudiaptomus gracilis* (Ed:—). Die bevorzugte Wanderrichtung führt deutlich ins Pelagial.

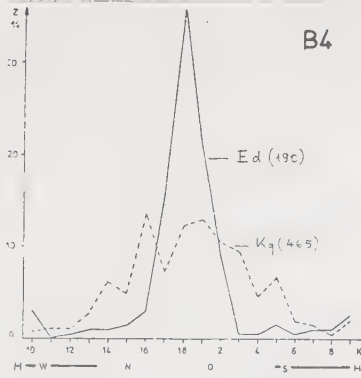
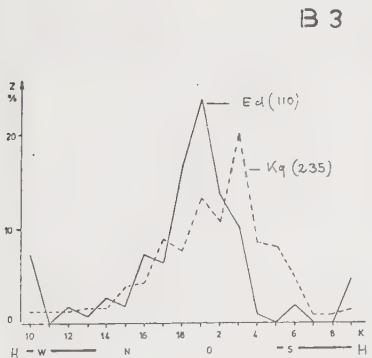
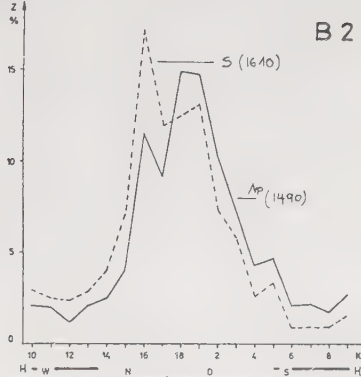
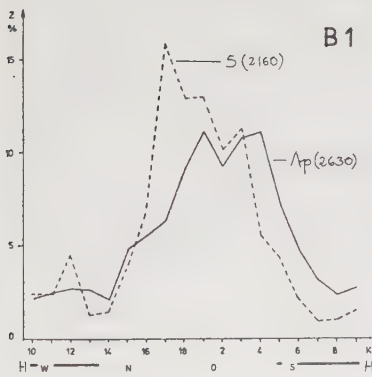
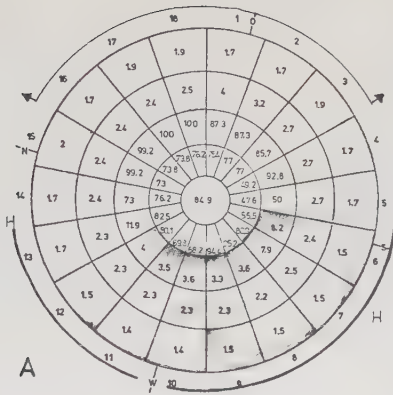


Abb. 43: Ergebnisse der Versuchsreihe B mit Verdunkelung des Unterlicht- und des Seitenlichtbereichs. Links: Versuch 1, rechts: Versuch 2. A: Helligkeitsverteilung (gilt im Prinzip für beide Versuche). B 1 und B 2: Verteilung von Asplanchna priodonta (Ap:—) und Synchaeta pectinata (S:---). B 3 und B 4: Verteilung von Keratella quadrata (Kq:---) und Eudiaptomus gracilis (Ed:—). Die bevorzugte Wanderrichtung führt deutlich ins Pelagial.

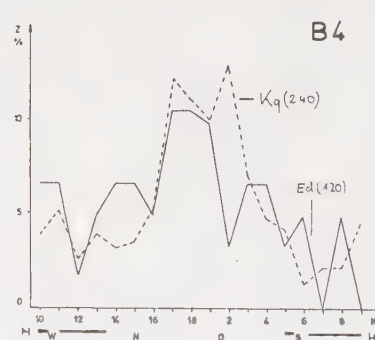
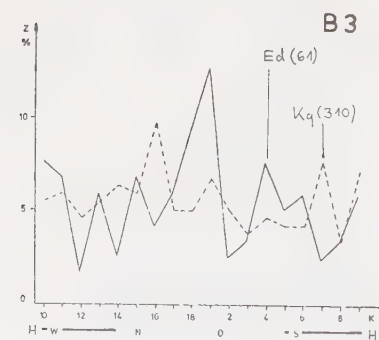
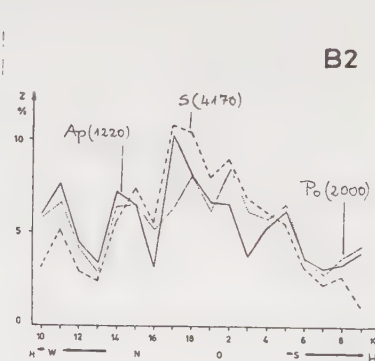
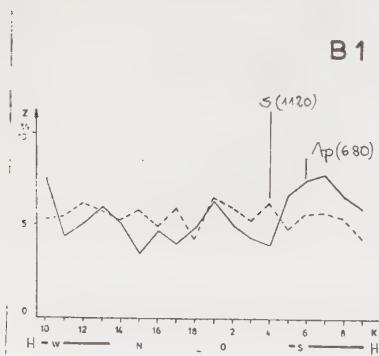
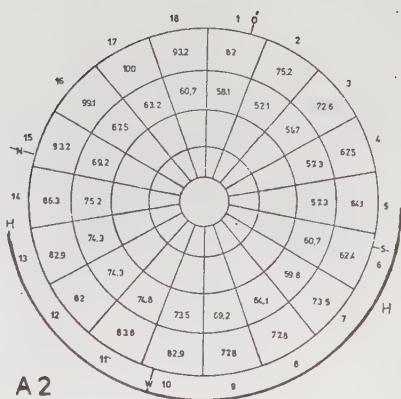
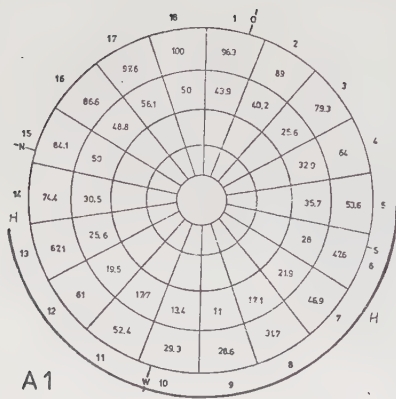


Abb. 44: Ergebnisse der Versuchsreihe C mit Verdunkelung des Oberlichtbereichs. Links: Versuch 1, rechts: Versuch 2. A 1 und A 2: Helligkeitsverteilung für die beiden Versuche; die Werte im Oberlichtbereich konnten wegen zu geringer Intensität nicht gemessen werden. B 1 und B 2: Verteilung von Asplanchna priodonta (Ap:—), Synchaeta pectinata (S: - -) und Polyarthra vulgaris (Po:....). B 3 und B 4: Verteilung von Keratella cochlearis (Kq: - -) und Eudiaptomus gracilis (Ed:—). Die Bevorzugung einer bestimmten Richtung ist auffallend wenig ausgeprägt.

Aus den geschilderten Versuchen folgt:

- 1) Weder durch Abdunkelung des Unterlichtbereichs noch durch Abdunkelung des Seitenlichtbereichs wird die bevorzugte Wanderrichtung der getesteten Pelagialrotatorien beeinflusst: Sie wandern auch unter diesen Bedingungen vom Ufer fort in Richtung Pelagial.
- 2) Durch die Verdunkelung des Oberlichtbereichs wird die Charakteristik der Tierverteilung in der Arena erheblich verändert: Von einer eindeutigen Bevorzugung einiger weniger in Richtung Pelagial gelegener Kammern kann nun nicht mehr die Rede sein. Die Verteilung ist erheblich homogener geworden. Es fällt aber auf, daß eine geringfügige Bevorzugung der in Richtung Pelagial gelegenen Kammern in einigen Fällen nach wie vor angedeutet ist. Das Helligkeitsmuster im Seitenlichtbereich zeigt, daß in Richtung dieser Kammern die höchsten Helligkeitswerte liegen.

Aus den Darstellungen der Helligkeitsmuster folgt, daß die Helligkeitsunterschiede im Seitenlichtbereich (Abb. 44) erheblich geringer sind als im Oberlichtbereich (Abb. 42 und 43). So ist es nicht verwunderlich, daß der Anteil der Tiere, die in Richtung Pelagial wanderten, relativ gering ist. Tatsächlich bleiben unter diesen Bedingungen viele Tiere innerhalb des zentralen Teils der Arena. Das ergibt sich deutlich, wenn man den dort gefundenen Anteil in % auf die Gesamtzahl der eingesetzten Tiere bezieht. Unter normalen Bedingungen (Abb. 45, A und B) sind es mit einer Ausnahme weniger als 20 %, bei abgedunkeltem Oberlichtbereich kann dieser Anteil aber erheblich überschritten werden (Abb. 45, C).

Aus diesen Befunden muß der Schluß gezogen werden, daß die Lage der Felder größter Helligkeit für die Wahl der Wander- richtung von wesentlicher Bedeutung ist. Solange der



Abb. 45: Prozentsatz der Tiere, die unter den Versuchsbedingungen A, B und C im Zentralraum der Arena verbleiben. Rechter Balken: Versuch 1, linker Balken: Versuch 2.
I = Asplanchna priodonta, II = Synchaeta pectinata,
III = Keratella quadrata. - Bei abgedunkeltem Oberlichtbereich (Versuchsanordnung C) nimmt der Anteil der im Zentralraum der Arena verbliebenen Tiere deutlich zu.

Oberlichtbereich unter natürlichen Verhältnissen angeboten wird, bestimmt die Horizontüberhöhung die Lage der Felder größter Helligkeit. Wenn der Oberlichtbereich abgedunkelt wird, gewinnt die Helligkeitsverteilung des Seitenlichtbereiches an Bedeutung.

4.2. Die Rolle der Horizontüberhöhung für die Wahl der Wanderrichtung in Ufernähe.

4.2.1. Experimente bei extremen Witterungsbedingungen.

In den vorangegangenen Versuchen hatte sich gezeigt, daß die Wanderrichtung der Pelagialrotatorien von der Position der Felder größter Helligkeit bestimmt wird. Innerhalb des optischen Wirkungsbereiches der Horizontüberhöhung des näheren Ufers liegen diese Felder immer in dem zum Pelagial gerichteten Teil des Oberlichtmusters. Das Dunkelfeld (vgl. S. 40) entspricht dem Wirkungsbereich der Horizontüberhöhung; das Hellfeld liegt außerhalb dieses Bereichs. Innerhalb des Hellfeldes können in Abhängigkeit von der Witterung z.T. sehr unterschiedliche Helligkeitsmuster entstehen. Es fragt sich, ob diese Unterschiede für die Wahl der Wanderrichtung ins Gewicht fallen oder nicht.

Zur Klärung dieses Sachverhalts wurden bei extrem verschiedenen Witterungsverhältnissen die im nächsten Abschnitt beschriebenen Freilandexperimente durchgeführt. Folgende Rotatorienarten wurden untersucht: *Asplanchna priodonta*, *Asplanchna girodi*, *Trichocerca capucina*, *Synchaeta pectinata*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra vulgaris* und *Filinia spec.*. Zum Vergleich wurde der Copepod *Eudiaptomus gracilis* mit ausgewertet.

A. Experimente bei diffuser Strahlung (10/10 ~ Bewölkung) am BANSEE (Position S):

1. Versuch: 23.9.1972, 12⁴⁰ - 13¹⁰, windstill.
2. Versuch: 29.8.1972, 18²⁰ - 18⁵⁰, windstill.

Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Abb. 46 und 47 dargestellt.

B. Experimente bei wolkenlosem Himmel (0/10 - Bewölkung)
am BANSEI im Schatten des Uferwaldes:

1. Versuch: 12.10.1972, 15⁰⁰ - 15³⁰, windstill.
2. Versuch: 22.9.1972, 14²⁰ - 14⁴⁰, windstill.

Die Ergebnisse sind in Abb. 48 und 49 zusammengestellt.

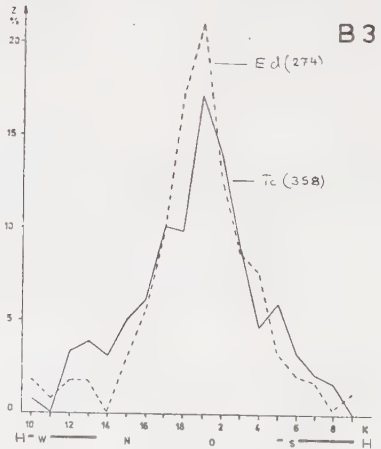
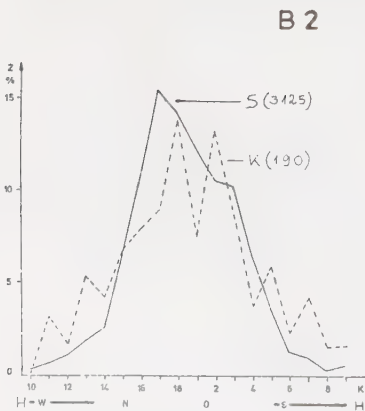
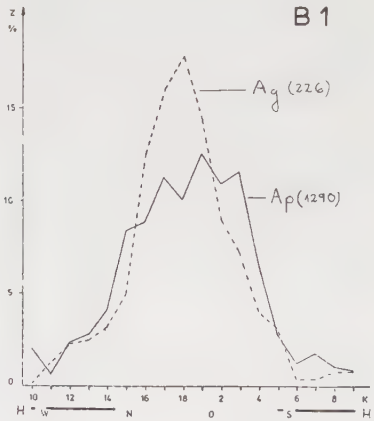
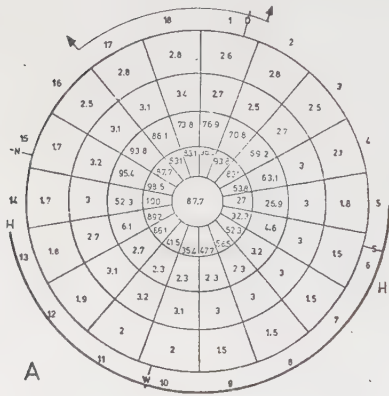


Abb. 46: Ergebnis von Versuch 1 bei diffuser Strahlung am Westufer des BANSEES. - A: Helligkeitsverteilung. B: Tierverteilung.
B 1: *Asplanchna priodonta* (Ag:—), *Asplanchna girodi* (Ag:- - -).
B 2: *Synchaeta pectinata* (S:—), *Keratella quadrata* (Kq:- - -).
B 3: *Trichocerca capucina* (Tc:—), *Eudiaptomus gracilis* (Ed:- - -).

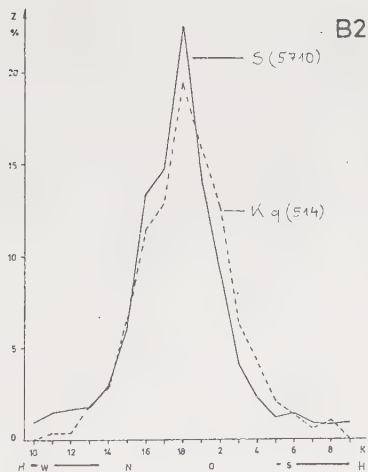
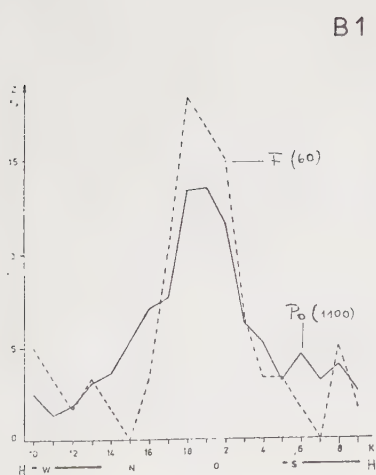
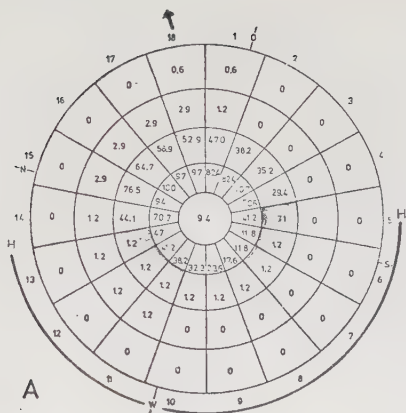


Abb. 47: Ergebnisse von Versuch 2 bei diffuser Strahlung am Westufer des BANSEes. - A: Helligkeitsverteilung. B: Tierverteilung. B 1: Polyarthra vulgaris (Po:—), Filinia spec. (F:- - -). B 2: Synchaeta pectinata (S:—), Keratella quadrata (Kq:- - -).

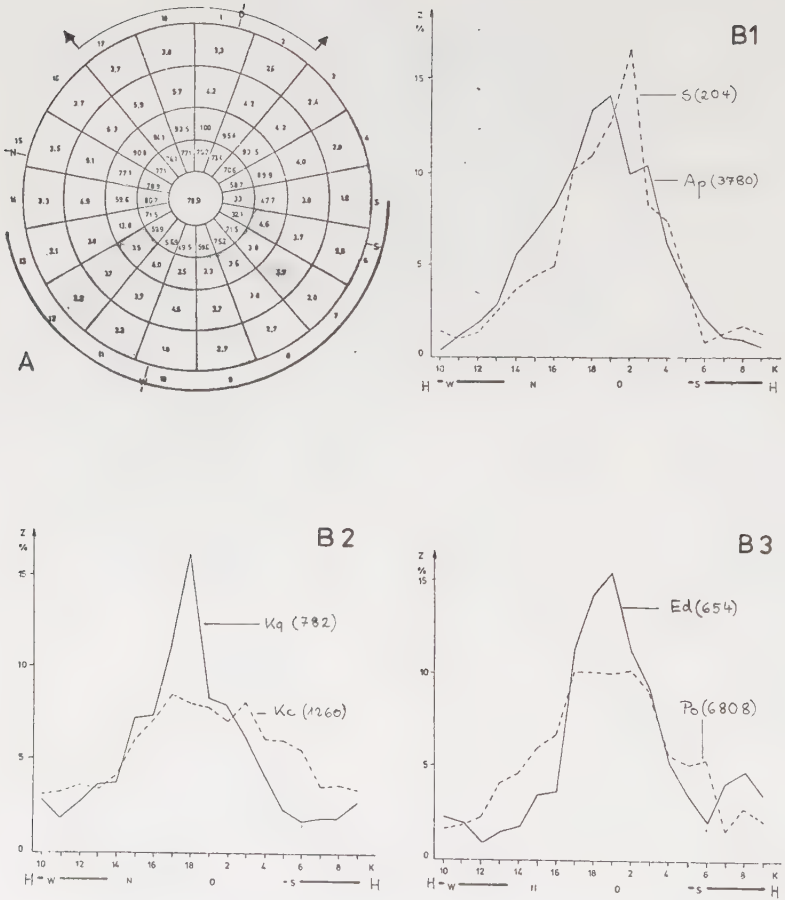


Abb. 48: Ergebnisse von Versuch 1 bei wolkenlosem Himmel im Schatten des Uferwaldes am BANSEE. - A: Helligkeitsverteilung. - B: Tierverteilung, B 1: Asplanchna priodonta (Ap:—), Synchaeta pectinata (S:--). B 2: Keratella quadrata (Kq:—), Keratella cochlearis (Kc:--). B 3: Polyarthra vulgaris (Po:--), Eudiaptomus gracilis (Ed:—).

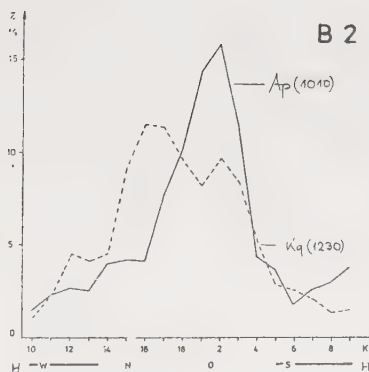
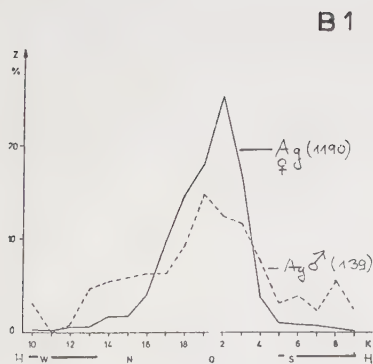
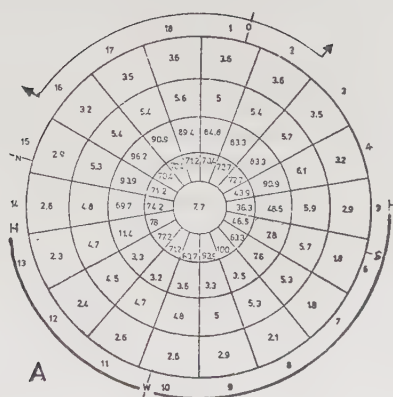


Abb. 49: Ergebnisse von Versuch 2 bei wolkenlosem Himmel im Schatten des Uferwaldes am BANSEED. - A: Helligkeitsverteilung B: Tierverteilung, B 1: Asplanchna girodi♂(Ag♂:---). B 2: Asplanchna priodonta (Ap:---), Keratella quadrata (Kq:---). Die rudimentären Zwergmännchen von Asplanchna girodi (vgl. Horizontalverteilung Abb. 5) bevorzugen die Richtung des Pelagials wesentlich weniger deutlich als die 5 - 6 fach größeren Weibchen.

Die Befunde dieser bei sehr unterschiedlichen Helligkeitsmustern durchgeführten Untersuchungen lassen sich wie folgt zusammenfassen:

Unabhängig von den Witterungsbedingungen - abh. hier im besonderen von den Strahlungsverhältnissen - bevorzugen die getesteten Rotatorien Wanderrichtungen, durch die sie stets aus dem Uferbereich in Richtung Pelagial gelangen. Die bevorzugten Wanderrichtungen liegen in einem Bereich von 5 Radialkammern, die zum Pelagial gerichtet sind. Das entspricht einem Winkelbereich von höchstens 100° . Es fällt aber auch auf, daß innerhalb dieses Bereichs die bevorzugten Wanderrichtungen nicht immer dieselben sind. Es muß daher angenommen werden, daß die verschiedenen Helligkeitsmuster des Hellfeldes einen Einfluß auf die Wanderrichtung haben. Dieser Einfluß ist in Gegenwart einer Horizontüberhöhung bzw. in Gegenwart des von der Horizontüberhöhung erzeugten Dunkelfeldes offensichtlich jedoch so gering, daß die Tiere sich auf jeden Fall vom Ufer entfernen. Die "Uferflucht" ist somit bei sehr verschiedenen Strahlungsverhältnissen durch die Position der ufernahen Horizontüberhöhung gesichert. Eine genaue Analyse über die Ursachen der Abweichung der Wanderrichtung innerhalb des erwähnten Winkelbereichs ist durch Freilandexperimente nicht möglich.

4.2.2. Experimente bei unterschiedlicher Position einer künstlichen Horizontüberhöhung.

Die Ergebnisse der im vorigen Abschnitt besprochenen Experimente zeigen, daß Helligkeitsveränderungen im Hellfeld des Oberlichtmusters für die Wahl der Wanderrichtung nicht unerheblich sind, obwohl diese in Gegenwart einer Horizontüberhöhung stets zu einer Uferentfernung der Tiere führen.

Sollte die Wirkung der Horizontüberhöhung derart ins Gewicht fallen, müßte es möglich sein, durch Veränderung der Position der Horizontüberhöhung erheblich größere Unterschiede in der jeweils bevorzugten Wanderrichtung zu erreichen.

Als künstliche, in ihrer Position veränderliche Horizontüberhöhung wurde eine schwarze Kunststoffplatte von 1,45 m Höhe verwendet, die halbkreisförmig um die Arena aufgestellt werden konnte (Abb. 50). Für ihren Abstand von der Arenawand gelten dieselben Überlegungen, die schon auf Seite 59 erwähnt worden sind.

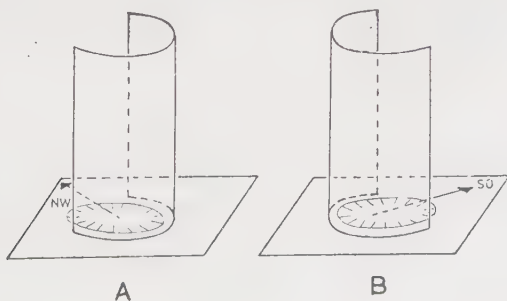


Abb. 50: Schematische Darstellung der künstlichen Horizontüberhöhung, A = Öffnung nach Nordwesten, B = Öffnung nach Südosten. In den folgenden Abbildungen ist die Lage dieser Horizontüberhöhung durch eine kreisförmige Doppellinie (KH) innerhalb der Begrenzungslinie der Kreisdiagramme angedeutet.

- A. 1. Versuchsserie am BANSEE: Die künstliche Horizont-
überhöhung ist nach Nordwesten geöffnet (Abb. 50, A).

Folgende Rotatorienarten wurden beobachtet:

A s p l a n c h n a p r i o d o n t a, *S y n c h a e t a*
p e c t i n a t a, *K e r a t e l l a q u a d r a t a*.
Zum Vergleich wurde der Copepode *E u d i a p t o m u s*
g r a c i l i s ausgewertet. Alle Experimente fanden bei
wolkenlosem Himmel im Schatten des Uferwaldes statt.

1. Versuch: 22.9.1971, 17³⁰ - 18⁰⁰, windstill.
2. Versuch: 23.9.1971, 17³⁰ - 18⁰⁰, windstill.
3. Versuch: 24.9.1971, 17³⁰ - 18⁰⁰, windstill.

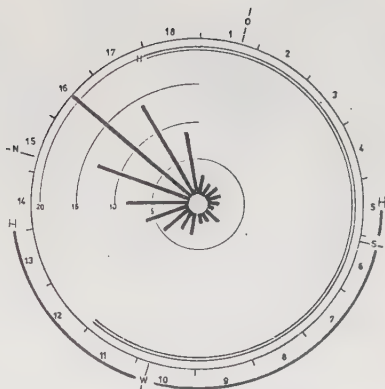
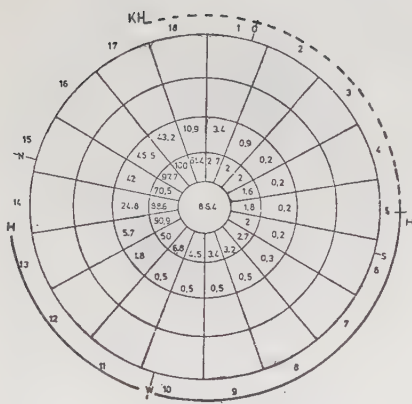
Die Ergebnisse der 3 Experimente sind in den Abb. 51 und
52 zusammengestellt.

- B. 2. Versuchsserie am BANSEE: Die künstliche Horizont-
überhöhung ist nach Südosten geöffnet (Abb. 50, B).

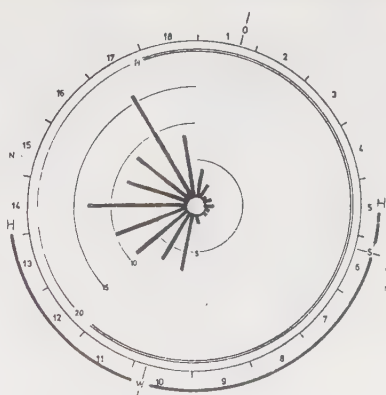
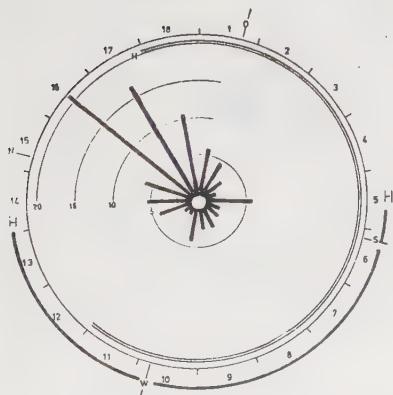
Folgende Experimente wurden mit den gleichen Arten und
unter denselben Witterungsbedingungen, wie sie unter A)
genannt sind, durchgeführt.

1. Versuch: 22.9.1971, 15³⁵ - 16⁰⁰, windstill.
2. Versuch: 22.9.1971, 16³⁰ - 17⁰⁰, windstill.
3. Versuch: 23.9.1971, 16³⁰ - 17⁰⁰, windstill.

Die Abbildungen 53 und 54 zeigen die Ergebnisse dieser
Experimente.



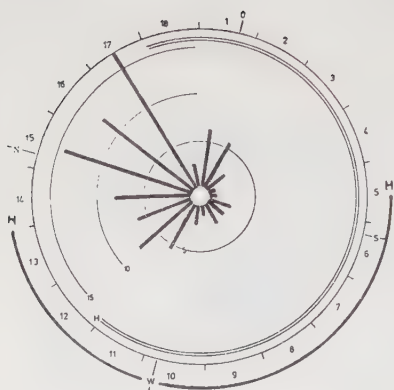
Asplanchna priodonta (664)



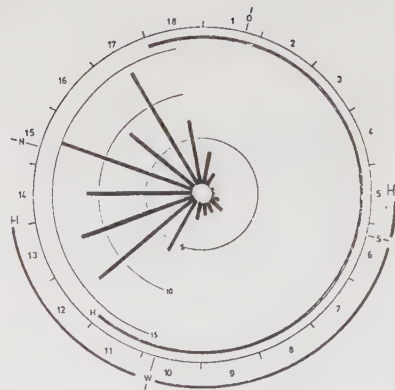
Synchaeta pectinata (860)

Keratella quadrata (772)

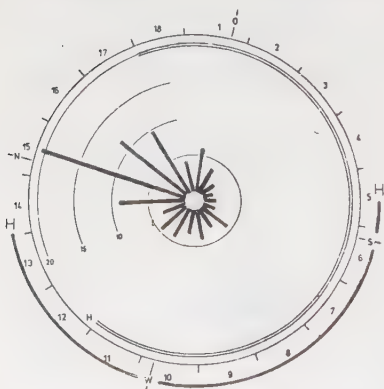
Abb. 51: Ergebnisse von Versuch 1 am BANSEE: Die künstliche Horizontüberhöhung (KH, Doppellinie im Kreisdiagramm) ist nach NW geöffnet (vgl. Abb. 50, A). - A: Helligkeitsverteilung (gilt im Prinzip auch für die Versuche 2 und 3); die Ausdehnung der natürlichen Horizontüberhöhung (H) ist wie bisher durch eine dick ausgezogene Kreislinie angedeutet; die Werte im Seitenlichtbereich konnten wegen zu geringer Intensität nicht gemessen werden. - Die Verteilung der einzelnen Arten (Gesamtzahl in den 18 Radialkammern wird jeweils in Klammern angegeben) ist in Kreisdiagrammen dargestellt: die Ziffern an deren Peripherie kennzeichnen die Radialkammern, während die vom Zentrum ausgehenden Balken die Individuenzahlen pro Art und Kammer in % (vgl. Ziffern an dünn gezeichneten konzentrischen Kreisen) der Gesamtzahl angeben. Die Legende gilt im Prinzip für die weiteren Darstellungen.



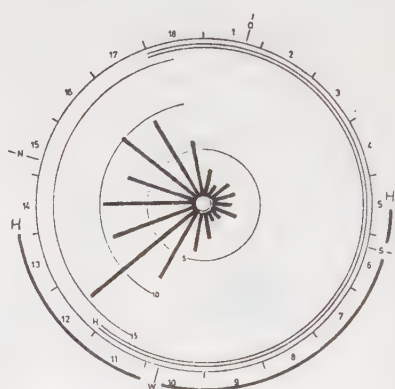
Asplanchna priodonta (433)



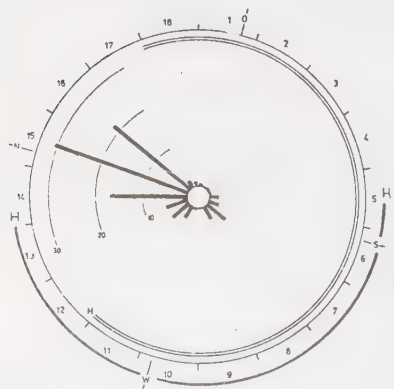
Asplanchna priodonta (329)



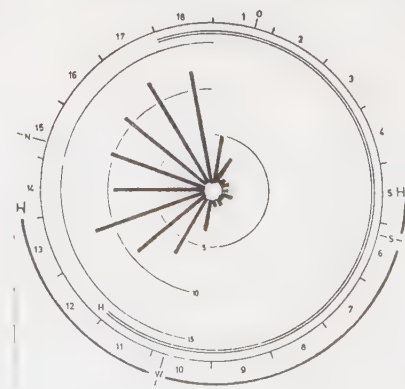
Synchaeta pectinata (557)



Synchaeta pectinata (934)

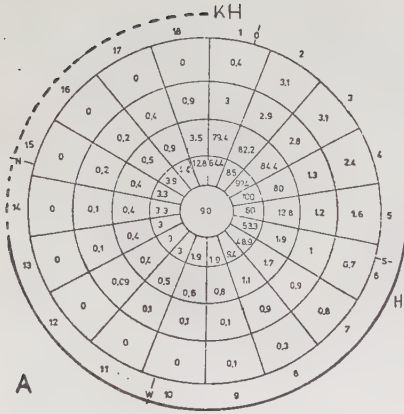


Eudiaptomus gracilis (1661)

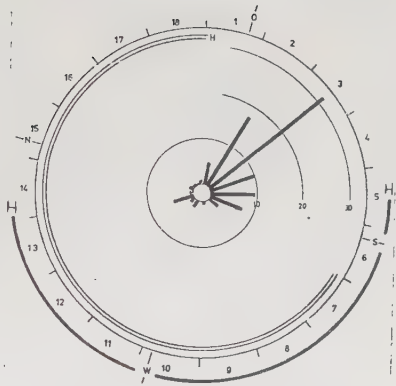


Keratella quadrata (930)

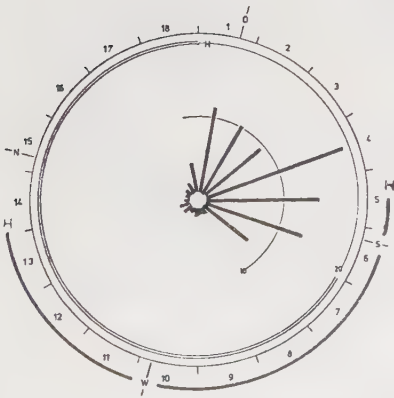
Abb. 52: Ergebnisse der Versuche 2 (links) und 3 (rechts) vom BANSEE: Die künstliche Horizontüberhöhung ist nach Nordwesten geöffnet (vgl. Abb. 50, A). Weitere Einzelheiten vgl. Legende von Abb. 51.



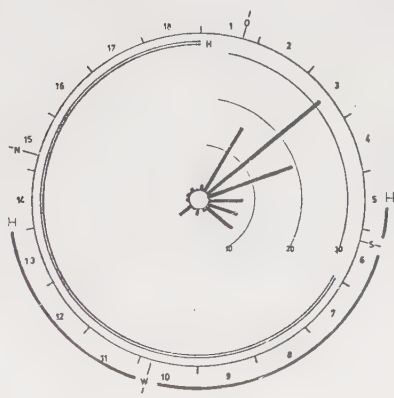
A



Asplanchna priodonta (169)

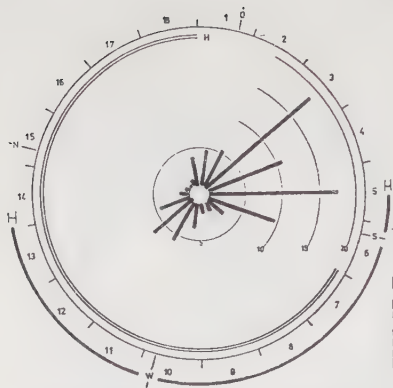


Keratella quadrata (353)

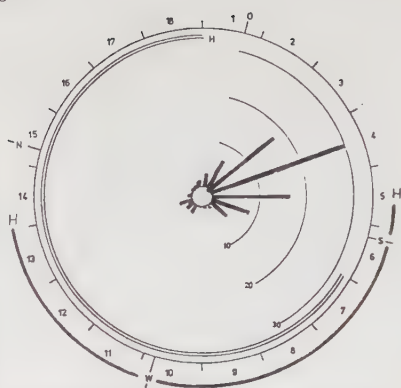


Eudiaptomus gracilis (140)

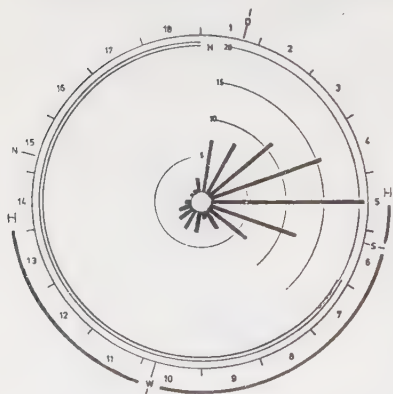
Abb. 53: Ergebnisse von Versuch 1 vom BANSEE: die künstliche Horizontüberhöhung ist nach SO geöffnet (Abb. 50, B). A: Helligkeitsverteilung (gilt im Prinzip für die Versuche 1 - 3). Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 51. -



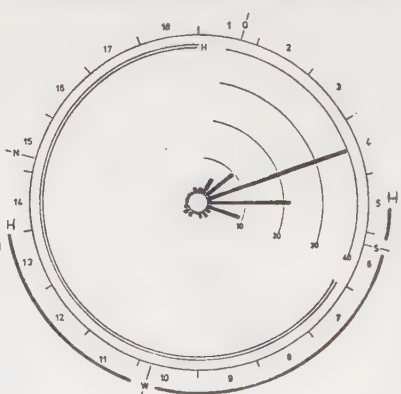
Asplanchna priodonta (4607)



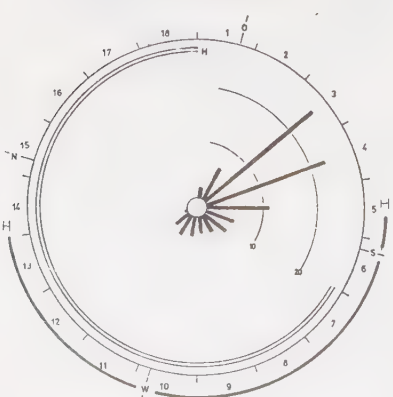
Asplanchna priodonta (558)



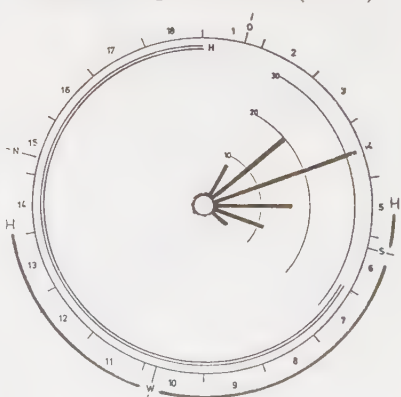
Keratella quadrata (720)



Synchaeta pectinata (1020)



Eudiaptomus gracilis (195)



Daphnia cucullata (1150)

Abb. 54: Ergebnisse der Versuche 2 (links) und 3 (rechts) vom BANSEE: Die künstliche Horizontüberhöhung ist nach SO geöffnet (Abb. 50, B). - Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 51.

Aus den zuletzt geschilderten Experimenten ergibt sich zusammenfassend folgendes:

- 1) Die Wahl der bevorzugten Wanderrichtung hängt bei allen untersuchten Pelagialrotatorien - ebenso wie bei den vergleichsweise beobachteten Crustaceen aus dem Pelagial - von der Position der Horizontüberhöhung ab: die Tiere wandern stets in Richtung der Projektion des Hellfeldes des Oberlichtmusters.
- 2) Obwohl man z.T. erhebliche Abweichungen beobachten kann, ist doch nicht zu übersehen, daß die bevorzugte Wanderrichtung im allgemeinen mit der Mitte des von der künstlichen Horizontüberhöhung freigelassenen Abschnittes zusammenfällt. Das heißt, daß die Tiere in der Mitte der Projektion des Hellfeldes wandern.
- 3) Unter Berücksichtigung der Ergebnisse aus dem vorhergehenden Kapitel (4.2.1.) steht nunmehr fest, daß die Lage der Horizontüberhöhung im Vergleich zu Unterschieden im Bereich des Hellfeldes für die Wahl der Wanderrichtung besonders ins Gewicht fällt.

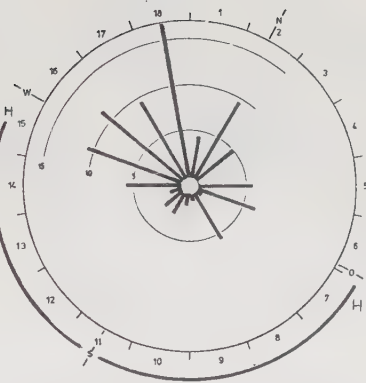
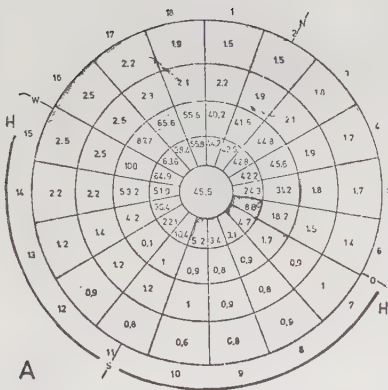
C. Beobachtung eines atypischen Verhaltens.

In einigen Experimenten am Südufer des LUNZER UNTERSEES (Abb. 39, P) zeigten die Pelagialrotatorien *Kellicottia longispina* und *Polyarthra spec.*, die bis in ca. 15 m Tiefe gefangen worden waren, ein Verhalten, das insofern überraschte, als diese Tiere zum größten Teil die Richtung der Projektion des Dunkelfeldes bevorzugten, während andere Pelagialbewohner im selben Versuch die Richtung des Hellfeldes wählten. Die betreffenden Versuche werden deshalb an dieser Stelle behandelt, weil auch in diesem Fall die Wanderrichtung durch eine künstliche Horizontüberhöhung beeinflusst werden konnte, ohne daß jedoch das atypische Verhalten von einem besonders ausgeprägten Dunkelfeld abhängig gewesen wäre.

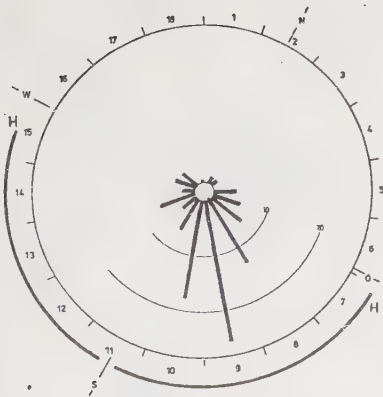
In den Experimenten, die ohne bzw. mit künstlicher Horizontüberhöhung bei wolkenlosem Himmel stattfanden, wurden außer den beiden bereits genannten Arten *Asplanchna priodonta* und zum Vergleich *Daphnia longispina* berücksichtigt.

1. Versuch: 1.10.1971, 17²⁵ - 17⁵⁵, windstill, ohne künstliche Horizontüberhöhung, nach Sonnenuntergang.
2. Versuch: 2.10.1971, 16⁴⁵ - 17¹⁵, windstill, ohne künstliche Horizontüberhöhung, nach Sonnenuntergang.
3. Versuch: 19.10.1971, 14⁵⁵ - 15²⁵, windstill, mit künstlicher Horizontüberhöhung, welche die direkte Sonneneinstrahlung verhindert.
4. Versuch: 19.10.1971, 16⁴⁰ - 17¹⁰, windstill, mit künstlicher Horizontüberhöhung, nach Sonnenuntergang.

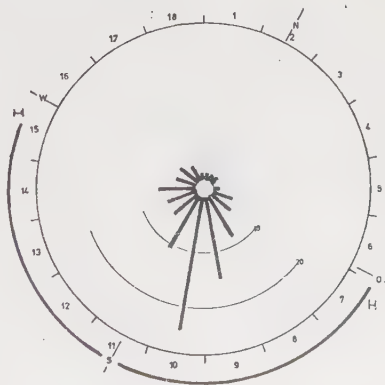
In den Abbildungen 55 - 57 sind die Ergebnisse der 4 Versuche dargestellt.



Daphnia longispina (536)

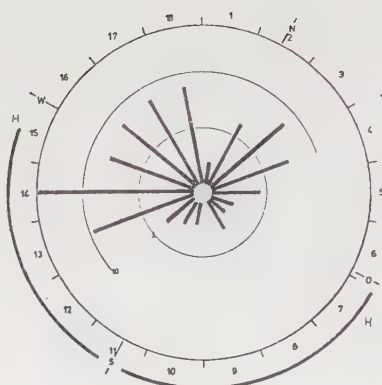


Polyarthra spec. (130)

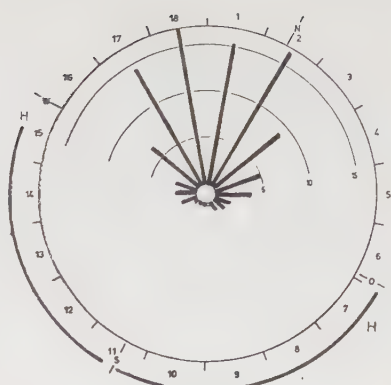


Kellikottia longispina (1302)

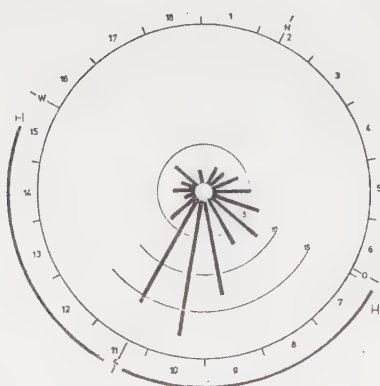
Abb. 55: Ergebnisse von Versuch 1 (ohne künstliche Horizontüberhöhung) am LUNZER UNTERSEE. - A: Helligkeitsverteilung (gilt im Prinzip auch für Versuch 2), die gestrichelten Pfeile geben die zum Dunkelfeld weisenden Vorzugsrichtungen an. - Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 51. - Man beachte, daß im gleichen Experiment die pelagische Cladocere *Daphnia longispina* die Richtung der Projektion des Hellfeldes bevorzugt.



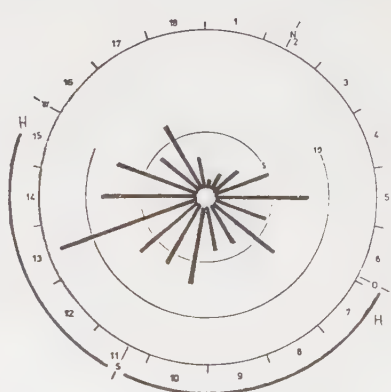
Asplanchna priodonta (542)



Daphnia longispina (159)

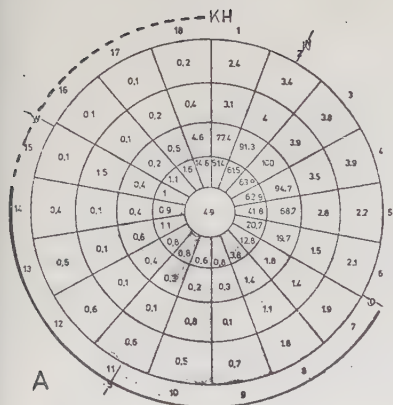


Polyarthra spec. (220)

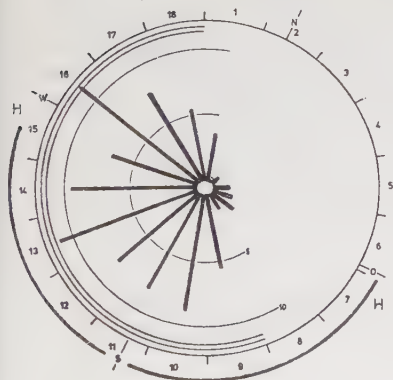


Kellikottia longispina (8045)

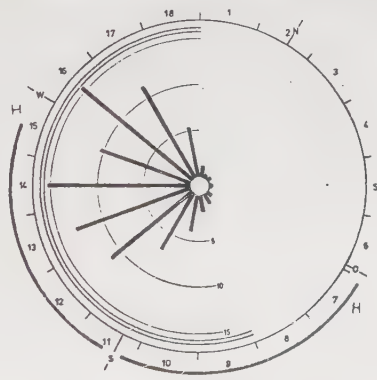
Abb. 56: Ergebnisse von Versuch 2 (ohne künstliche Horizontüberhöhung) am LUNZER UNTERSEE. - Näheres vgl. Legende Abb. 51 und 55. - Man beachte, daß Asplanchna priodonta und die pelagische Cladocere Daphnia longispina die Richtung der Projektion des Hellfeldes bevorzugen.



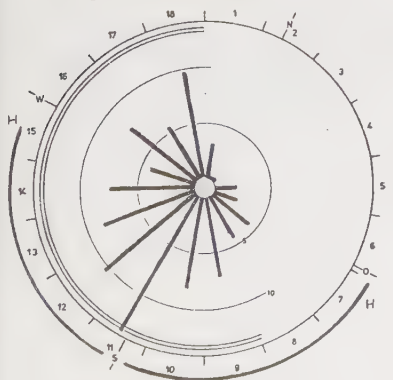
Asplanchna priodonta (315)



Polyarthra spec. (1330)



Polyarthra spec. (744)



Kellikottia longispina (369)



Kellikottia longispina (4160)

Abb. 57: Ergebnisse von Versuch 3 (rechts) und Versuch 4 (links) am LUNZER UNTERSEE mit künstlicher Horizontüberhöhung, die nach NO geöffnet ist. A: Helligkeitsverteilung (gilt im Prinzip für beide Versuche). - Die Vorzugsrichtung von *Kellikottia longispina* und *Polyarthra spec.* ist entsprechend der Mitte der Projektion des Dunkelfeldes verändert, während *Asplanchna priodonta* nach wie vor die Richtung der Projektion des Hellfeldes bevorzugt.

Aus den zuletzt vorgestellten Experimenten folgt:

Typische Pelagialrotatorien, wie *Kellikottia longispina* und *Polyarthra spec.* können auch die Richtung der Projektion des Dunkelfeldes bevorzugen, während andere pelagische Zooplankter (*Asplanchna priodonta*, *Daphnia longispina*) im gleichen Experiment wie stets in allen vorangegangenen Versuchen in Richtung der Projektion des Hellfeldes wandern.

Die Bevorzugung einer Wanderrichtung, die zum Ufer führt, ist kein völlig neues Ergebnis. Auch die früheren Verteilungsbilder zeigen, daß immer ein - meist aber verschwindend kleiner - Teil der Organismen diese Richtung wählt. Die Fähigkeit, diese Richtung zu bevorzugen, ist somit grundsätzlich allen bisher getesteten Rotatorien gegeben. Was in den zuletzt geschilderten Experimenten überrascht, ist die Umkehrung der bisher beobachteten Situation: die meisten Tiere wandern in Richtung der Projektion des Dunkelfeldes und nur ein kleiner Teil verhält sich so, wie üblicherweise der weitaus größte Teil der Tiere.

Die Ursache dieses "umgestimmten" Verhaltens ist nicht bekannt. Es ist denkbar, daß ein großer Teil der gefangenen Tiere aus der Tiefe stammte und während des Versuchsablaufs noch dunkeladaptiert war. Dieser Frage wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht weiter nachgegangen.

4.3. Der Einfluß der Sonne auf die Richtung der Horizontalwanderung in Ufernähe.

Sieht man von dem zuletzt geschilderten, atypischen Verhalten ab, so folgt aus den bisher beschriebenen Experimenten u.a., daß Unterschiede im Helligkeitsmuster innerhalb des Hellfeldes in Gegenwart einer ausgeprägten Horizontüberhöhung für die Wahl der Wanderrichtung kaum ins Gewicht fallen. Dieses Ergebnis ist verständlich, wenn man bedenkt, daß der Unterschied zwischen dem Hellfeld einerseits und dem von der Horizontüberhöhung verursachten Dunkelfeld andererseits im Verhältnis zu den Helligkeitsunterschieden innerhalb des Hellfeldes erheblich größer ist, wie sich aus der Darstellung der bei verschiedener Witterung gemessenen Helligkeitsmuster deutlich ergibt. Bei diffuser Strahlung d.h. bei bedecktem Himmel und nach Sonnenuntergang dominiert somit eindeutig die Position der Horizontüberhöhung.

Gilt das auch, wenn im Bereich des Hellfeldes die Sonne sichtbar wird ? Die folgenden Experimente sollen darüber Aufschluß geben.

Während der Versuchsdauer von 30 Minuten ändert die Sonne ihre Position in Bezug auf die Radialkammern der Arena. Der Idealfall, daß der Sonnenazimut für die Dauer des Versuchs mit der Mitte einer Radialkammer zusammenfällt, ist somit nicht realisierbar. Bei den folgenden Versuchen überstreicht die Sonne jeweils einen Bereich, der innerhalb einer Radialkammer liegt und in den Darstellungen durch ein besonderes Symbol () angezeigt wird.

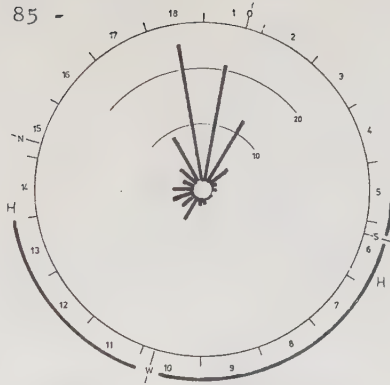
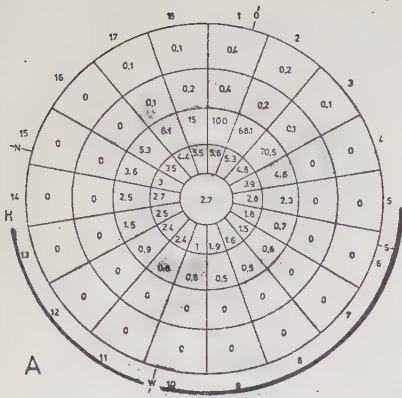
Folgende Rotatorienarten wurden untersucht:

Asplanchna priodonta, *Synchaeta*
pectinata, *Keratella quadrata*,
Keratella cochlearis und
Brachionus angularis.

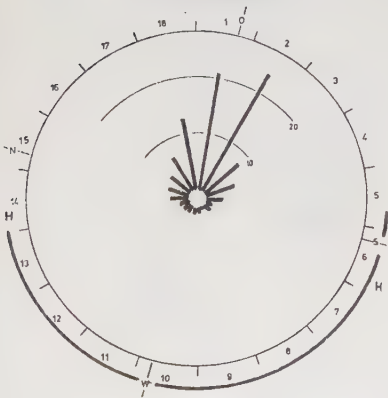
Alle Experimente fanden am Westufer des BANSEES (Abb. 1, S) statt:

1. Versuch: 10.9.1970, $6^{40} - 7^{10}$, Sonnenazimut in Richtung Kammer 1, also gegenüber der Horizontüberhöhung (vgl. Abb. 1), windstill.
2. Versuch: 8.9.1970, $7^{30} - 8^{00}$, Sonnenazimut in Richtung Kammer 1 gegenüber der Horizontüberhöhung (vgl. Abb. 1), windstill.
3. Versuch: 10.9.1970, $12^{10} - 12^{40}$, Sonnenazimut in Richtung Kammer 5, dh. in unmittelbarer Nähe der ufernahen Horizontüberhöhung (vgl. Abb. 1), windstill.
4. Versuch: 29.9.1970, $12^{30} - 13^{00}$, Sonnenazimut in Richtung Kammer 5, dh. in unmittelbarer Nähe der ufernahen Horizontüberhöhung (vgl. Abb. 1).

Die Abbildungen 58 - 61 zeigen die Ergebnisse der 4 Versuche.



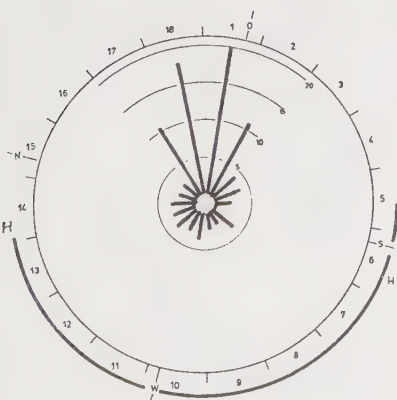
Asplanchna priodonta (507)



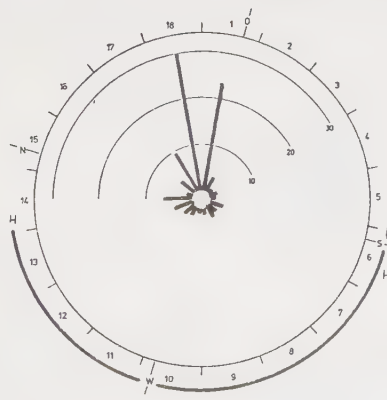
Synchaeta pectinata (1825)



Keratella quadrata (549)

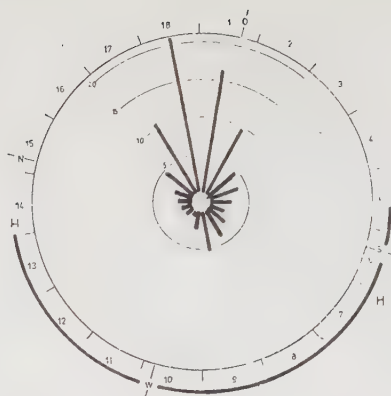
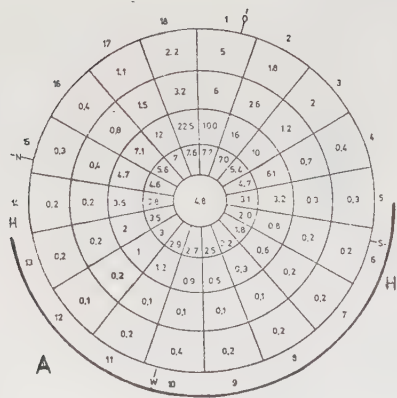


Brachionus angularis (295)

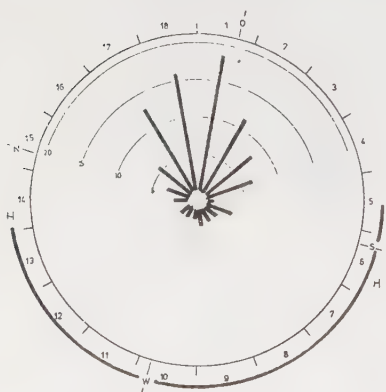


Keratella cochlearis (1230)

Abb. 58: Ergebnisse von Versuch 1 bei direkter Sonneneinstrahlung.
A: Helligkeitsverteilung.- Näheres vgl. Legende Abb. 51. - Die
Vorzugsrichtung aller getesteten Rotatorien liegen in Richtung
der Radialkammern, die zum Sonnenazimut (in Kammer 1,) weisen.



Asplanchna priodonta (430)



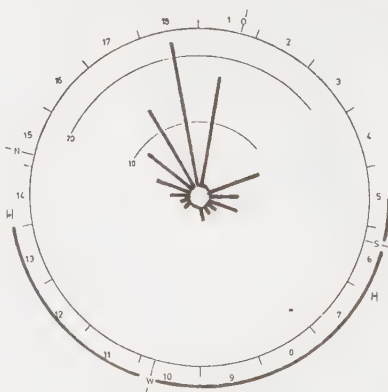
Synchaeta pectinata (690)



Keratella quadrata (610)

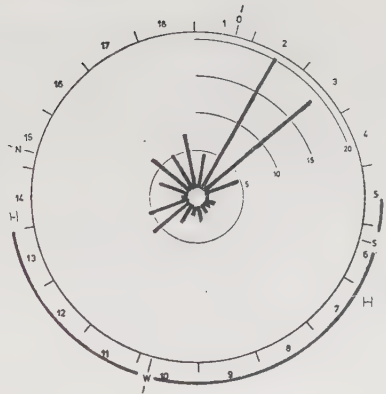
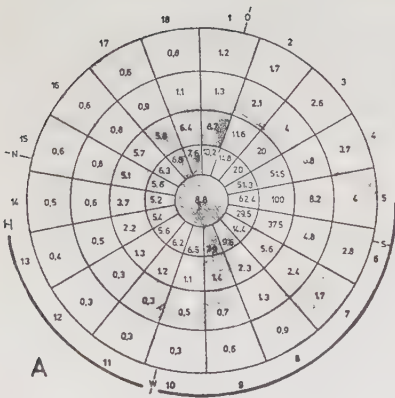


Brachionus angularis (234)

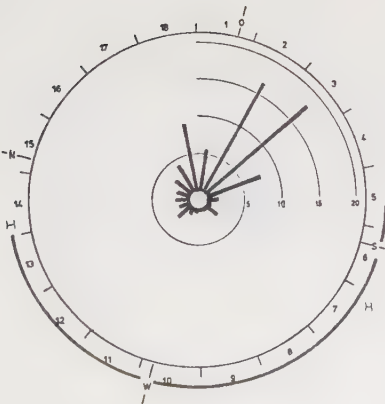


Keratella cochlearis (740)

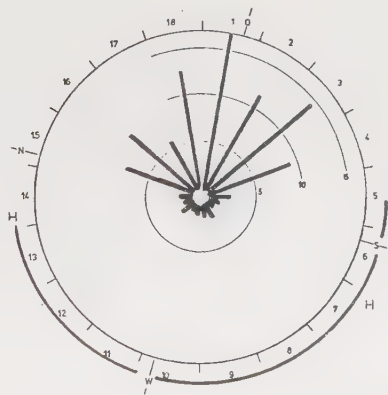
Abb. 59: Ergebnisse von Versuch 2 bei direkter Sonneneinstrahlung. -
 A: Helligkeitsverteilung. - Sonnenazimut in Richtung Kammer 1 ().
 Die Ergebnisse entsprechen jenen von Versuch 1, Abb. 58. Weitere
 Einzelheiten vgl. Legende Abb. 51.



Asplanchna priodonta (232)

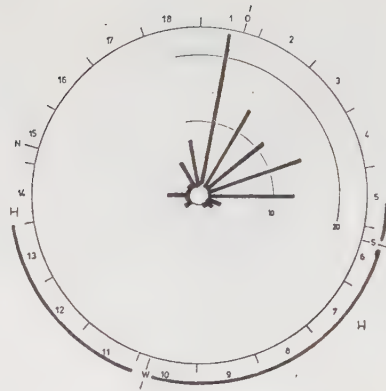
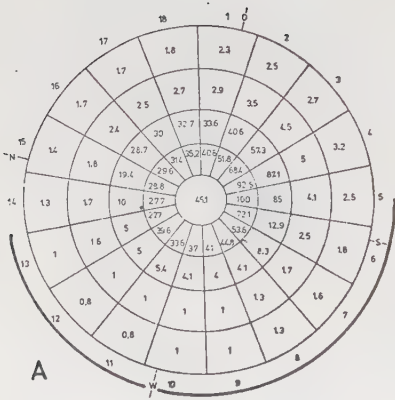


Keratella quadrata (1523)



Synchaeta pectinata (295)

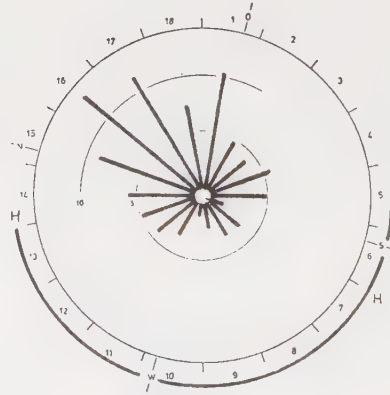
Abb. 60: Ergebnisse von Versuch 3 bei direkter Sonneneinstrahlung.- A: Helligkeitsverteilung.- Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 51.- Die bevorzugte Wanderrichtung liegt im Bereich zwischen der in Versuch 1 und 2 eingeschlagenen und dem Sonnenazimut (in Kammer 5,), welcher sich der Horizontüberhöhung genähert hat.



Brachionus angularis (140)



Keratella quadrata (460)



Synchaeta pectinata (270)

Abb. 61: Ergebnisse von Versuch 4 bei direkter Sonneneinstrahlung.- A: Helligkeitsverteilung.- Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 51.- Sonnenazimut in Richtung Kammer 5 ().- Die Ergebnisse bestätigen jene von Versuch 3, Abb. 60 (Ausnahme: *Synchaeta pectinata*).

Die Ergebnisse der Versuche bei direkter Sonneneinstrahlung können wie folgt zusammengefaßt werden:

- 1) Liegt der Sonnenazimut der Horizontüberhöhung gegenüber, dann entspricht die Wanderrichtung derjenigen, die auch bei diffuser Strahlung (0/10 und 10/10 - Bewölkung, Abb. 46 - 49) bevorzugt wird.
- 2) Wenn sich die Sonne der Horizontüberhöhung nähert hat, wird deutlich, daß die Tiere nicht in Richtung des Sonnenazimut wandern; sie bevorzugen aber auch nicht die Richtung, die sie bei diffuser Strahlung oder wenn der Sonnenazimut der Horizontüberhöhung gegenübersteht, einschlagen, sondern einen Bereich, der zwischen beiden Richtungen liegt.

Damit wird klar, daß die Wanderrichtung, welche Pelagialrotatorien vom Ufer wegführt, bei direkter Sonneneinstrahlung nicht mehr allein von der Lage der Horizontüberhöhung abhängt. Die Ablenkung der Wanderung in Richtung des Sonnenazimuts reicht aber nicht aus, daß eine Entfernung der Tiere vom Ufer verhindert würde.

4.4. Das Verhalten in der Nacht.

Auch in der Nacht hebt sich die Horizontüberhöhung für den Menschen als deutlich sichtbare Silhouette gegenüber dem Himmel ab. Durch die im Folgenden beschriebenen Experimente sollte geprüft werden, ob Rotatorien auch unter diesen Bedingungen noch immer in der Lage sind, sich in Richtung Pelagial zu orientieren.

Am Westufer des BARKSEES (Position S) wurden mit *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta pectinata* und *Keratella quadrata* folgende Versuche durchgeführt:

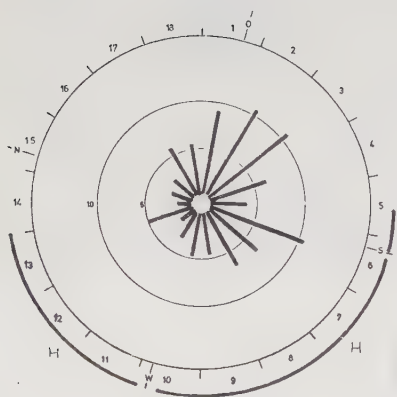
A. Versuche bei Neumond:

1. Versuch: 2.9.1970, 21⁰⁰ - 22⁰⁰, windstill.
2. Versuch: 2.9.1970, 23²⁰ - 23⁵⁰, windstill.

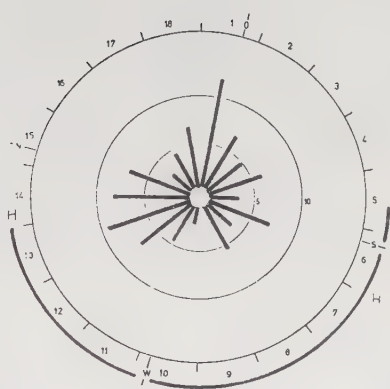
B. Versuche bei Vollmond:

1. Versuch: 14.9.1970, 20⁴⁵ - 21⁴⁵, windstill. Der Mondazimut liegt in Richtung Kammer 5 ().
2. Versuch: 14.9.1970, 23¹⁰ - 23⁴⁰, windstill. Der Mondazimut liegt in Richtung Kammer 6 ().

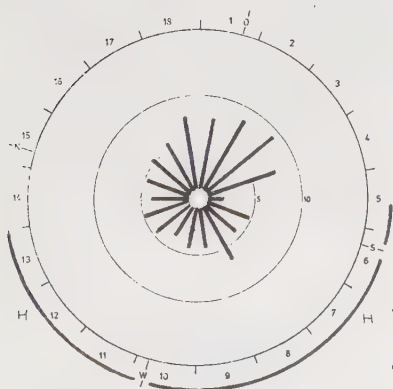
Die Ergebnisse der Versuche sind in Abb. 62 und 63 dargestellt.



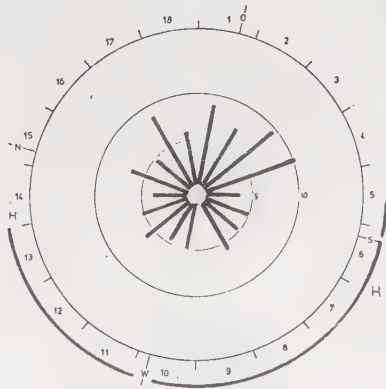
Asplanchna priodonta (256)



Asplanchna priodonta (316)

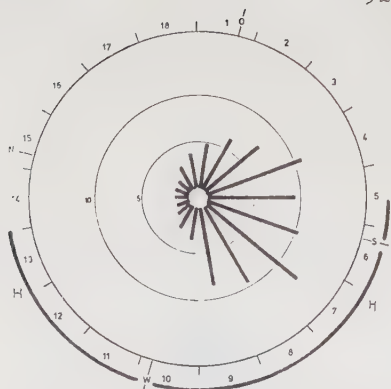


Synchaeta pectinata (1415)

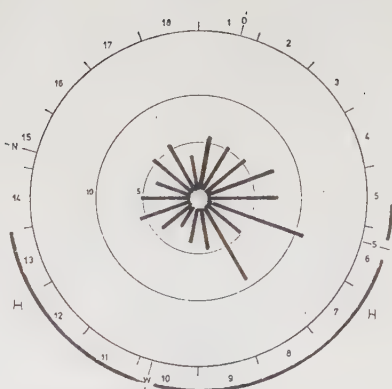


Synchaeta pectinata (810)

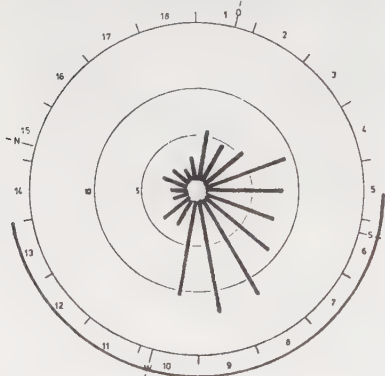
Abb. 62: Ergebnisse von Versuch 1 (links) und von Versuch 2 (rechts) bei Neumond. - Die Helligkeitsverteilung konnte wegen zu geringer Empfindlichkeit des Meßgerätes nicht ermittelt werden. Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 51. - Eine Vorzugsrichtung ist nur sehr wenig erkennbar.



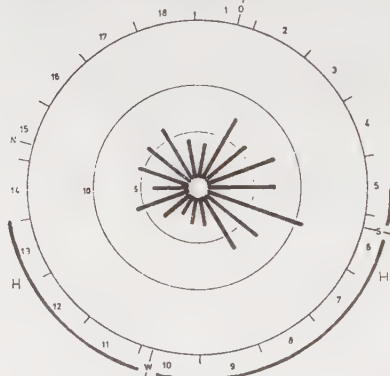
Asplanchna priodonta (1565)



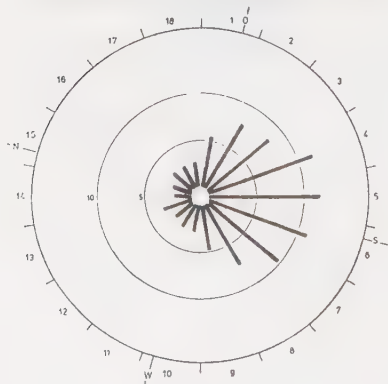
Asplanchna priodonta (1600)



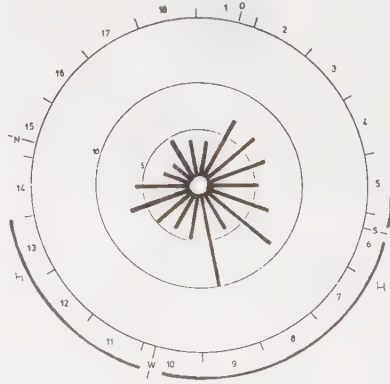
Synchaeta pectinata (1260)



Synchaeta pectinata (930)



Keratella quadrata (1300)



Keratella quadrata (1030)

Abb. 63: Ergebnisse von Versuch 1 (links) und von Versuch 2 (rechts) bei *Vollmond* (); der Mondazimut befindet sich in Versuch 1 in Richtung Kammer 5, in Versuch 2 in Richtung Kammer 6. Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 51 und 62. Die bevorzugte Wanderrichtung weist deutlich zum Mondazimut ohne Rücksicht auf die Lage der Horizontüberhöhung.

Die Ergebnisse der Versuche in der Nacht bei Neumond sprechen eher für eine zufällige Verteilung der Tiere in alle Himmelsrichtungen; eine geringe Bevorzugung der zum Pelagial weisenden Richtungen findet sich nur noch angedeutet. In Gegenwart des Vollmondes jedoch werden die zum Mond gerichteten Radialkammern bevorzugt. Unter diesen Bedingungen ist die Horizontüberhöhung offensichtlich ohne Bedeutung. In der Nacht ist somit eine "Uferflucht" der Pelagialrotatorien höchstens beschränkt möglich.

Die in den Kapiteln 3 und 4 geschilderten Freilandexperimente tragen erheblich zum Verständnis der eingangs beschriebenen Horizontalverteilungen der Pelagialrotatorien (Kapitel 2) bei. Die Tatsache, daß typische Bewohner des Pelagials im Uferbereich fehlen, kann darauf zurückgeführt werden, daß sich diese Tiere unter natürlichen Bedingungen in Richtung der Projektion der Mitte des Hellfeldes innerhalb des Oberlichtbereiches orientieren. Im Bereich des Ufers hat dieses Verhalten zwangsläufig eine Horizontalwanderung zur Folge, die vom Ufer wegführt. Von dieser Wanderrichtung kann durch direkte Sonneneinstrahlung in Richtung Sonnenazimut abgelenkt werden, wenn dieser der Horizontüberhöhung nicht gegenüberliegt. Bei Nacht ist die Horizontüberhöhung für das Wanderverhalten der Pelagialrotatorien unter den getesteten Bedingungen höchstens beschränkt wirksam; in Gegenwart des Mondes ist ausschließlich dieser für die Wahl der Wanderrichtung wesentlich.

5. Laborexperimente mit Litoral- und Pelagialrotatorien.

Bei den bisher geschilderten Freilanduntersuchungen ergab sich die bevorzugte Wanderrichtung aus der Radialkammer, in der sich die meisten Tiere angesammelt hatten. Das ist im Grunde genommen ein grobes Verfahren, das bei Freilanduntersuchungen aber kaum verfeinert werden kann. Selbst eine weitere Aufteilung der Radialkammern würde keine wesentlichen Vorteile bringen, weil während der relativ langen Versuchszeit von 30 Minuten in den meisten Fällen zumindest mit Veränderungen des Helligkeitsmusters innerhalb des Hellfeldes gerechnet werden muß.

Nachdem die bisher angewandte Methode ausgereicht hatte, um die typischen Verhaltensweisen vieler Pelagial- und einiger Litoralrotatorien kennen zu lernen, sollte mit den folgenden Laborexperimenten der Versuch unternommen werden, genauere Information durch Beobachtungen am einzelnen Tier zu gewinnen. Um die Laborergebnisse mit den Befunden der Freilanduntersuchungen vergleichen zu können, war es notwendig, die räumliche Helligkeitsverteilung des ufernahen Seebereichs im Labor zu simulieren. Das geschah durch die im Folgenden beschriebene Anordnung.

5.1. Methode.

Die Versuchsanlage (Abb. 64) bestand aus einem 1,7 m hohen Tisch, dessen quadratische Platte (Kantenlänge: 1,6 m) in der Mitte eine Öffnung für das herausnehmbare Plexiglasbecken, in dem die Tiere beobachtet wurden, aufwies. Über dem Zentrum des Beobachtungsbeckens, dessen Boden in einer Ebene mit der Tischoberfläche lag, befand sich der Zenit einer Halbkugel aus weißem Plexiglas, das eine starke Streuung des Lichtes bewirkte, das aus 0,9 m Entfernung von 4 quadratisch angeordneten, 1,3 m langen Leuchtstoff-

röhren (OSRAM, Tageslicht) ausgesandt wurde. 4 weiße Leinen-
vorhänge, die von der Holzkonstruktion, welche die Lampen-
trug, zur Tischplatte herabhingen, führten in dem so abge-
grenzten Raum über der Plexiglas-kuppel zu einer homogenen
Helligkeitsverteilung.

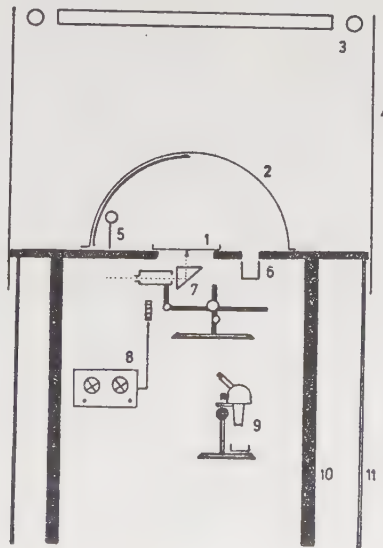


Abb. 64: Schema der Laborversuchsanlage zur Beobachtung von
einzelnen Rotatorien, 1 = Beobachtungsbecken, 2 = Plexiglas-
kuppel, 3 = Leuchtstoffröhren, 4 = weißer Vorhang, 5 = Lampe,
6 = Aufbewahrungsschacht, 7 = Bino-kular zur Beobachtung der
Tiere, 8 = Tonbandgerät, 9 = zweites Binokular zum Aus-
sortieren der Rotatorien, 10 = Tisch, 11 = schwarzer Vorhang.

Im Raum unter der Tischplatte, der durch schwarze Stoffvor-
hänge als Dunkelkammer eingerichtet war, befand sich der
Beobachter und die für das Experiment nötigen Geräte.

Die Beobachtung erfolgte durch ein Binokular (ZEISS, Jena) das in alle Richtungen des Raumes zur Verfolgung der Tiere geschwenkt werden konnte. Der Strahlengang verlief vom Auge des Experimentators horizontal durch Okular und Objektiv zu einem Spiegel, wo er um 90° senkrecht zur Bodenfläche der Arena abgelenkt wurde (Abb. 64, gestrichelte Linie); die Tiere wurden also von unten beobachtet.

An der Unterseite des auswechselbaren, kreisrunden Plexiglasbeckens (Durchmesser: 19 cm, Tiefe: 8 mm), dessen Wand mit schwarzem Tafellack gestrichen war, befand sich schwarzer Photokarton mit einer Aussparung für das Polarkoordinatensystem (Durchmesser: 7,3 cm) auf durchsichtigem Filmmaterial. Durch diese Abschirmmaßnahmen und durch die Einrichtung der Dunkelkammer unter dem Beobachtungsbecken konnte das Unterlicht weitgehend ausgeschaltet werden. Die Grenze der Zone, in welcher die Rotatorien beobachtet wurden, war vom Beckenrand soweit entfernt, daß die Tiere niemals in der Nähe der Wand untersucht wurden, wo Teile der Seitenbegrenzung in den Bereich des Oberlichtes geraten können (vgl. S. 59).

Bei der Aufnahme von Meßpunkten und Schwimmbahnen wurde die Position des Tieres jeweils mit Hilfe des Polarkoordinatensystems (Abb. 65) bis auf $2,5^{\circ}$ genau bestimmt und die entsprechenden Koordinaten auf Tonband aufgenommen.

Vergrößerung und Tiefenschärfe des Binokulars wurden so gewählt, daß gleichzeitig mehrere Felder des Koordinatensystems überschaubar und die sie kennzeichnenden Symbole klar zu lesen und vom Tier zumindest die Körperumrisse klar erkennbar waren.

Der Wasserstand im Versuchsbecken war mit 5 - 7 mm (das entspricht etwa der 10-fachen Körperlänge von *Asplanchna priodonta*) so abgestimmt, daß einerseits die Einstellung der Optik in vertikaler Richtung wenig verändert

werden mußte, andererseits die Tiere in der Bewegungsfreiheit zwischen Boden und Oberflächenhäutchen im Versuchsbekken nicht behindert waren. Wesentlich ist, daß durch diese Einengungen die Darstellungen der Schwimmbahnen, die als Projektionen eines dreidimensionalen Bewegungsablaufes in die Ebene verstanden werden müssen, den Vorgang wirklichkeitstreuer abbilden.

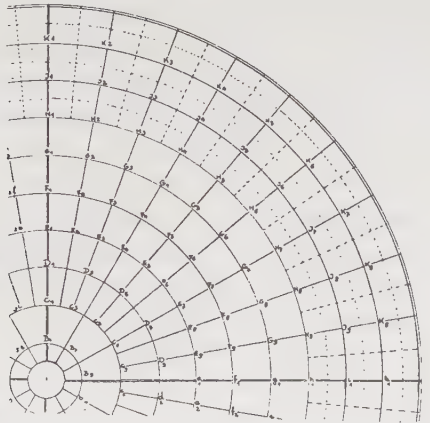


Abb. 65: Zweifache Vergrößerung eines Ausschnittes aus dem Polarkoordinatensystem, das zur Bestimmung der Position der Tiere während der Wanderung diente.

Vor jeder Versuchsreihe wurden Rotatorien im BANSEE mit dem Netz gefangen, nach Bestimmung der Wassertemperatur sofort in Kühlgefäßen ins Labor gebracht und nicht länger als 5 - 6 Stunden aufbewahrt, wobei stets ein freier Gasaustausch zwischen Luft und Wasser möglich war. 20 - 30 Individuen der jeweils untersuchten Art wurden unter einem Binokular mittels einer Pipette in Petrischalen mit gefiltertem Seewasser aussortiert, welche mindestens 15 Minuten vor Versuchsbeginn und während der Experimente in einem Lichtschacht (Abb. 64, 6) mit kreisrunder Öffnung nach oben unter der

Kuppel (ohne daß die Horizontüberhöhung wirksam werden konnte) etwa derselben Lichtintensität ausgesetzt waren, welche auch während der Experimente herrschte.

Besonders vorsichtig mußte das Einpipettieren in den Zentralkreis des Koordinatensystems geschehen, um die unvermeidbare Strömung aus der Pipette möglichst gering zu halten und die Tiere darin nicht in irgendeine Richtung davonzuspülen. Die Hand mit der Pipette wurde durch eine verschließbare Öffnung neben dem Versuchsbecken an dessen Rand herangeführt und auf einen Metallträger ruhig aufgelegt. Der besondere Vorteil dieses Verfahrens bestand darin, daß die Plexiglaskuppel beim Einsetzen der Tiere nicht bewegt werden mußte.

Die bei den einzelnen Versuchen beschriebenen, unterschiedlichen Muster der räumlichen Helligkeitsverteilung wurden dadurch hergestellt, daß an der Innenseite der Kuppel schwarzer Photokarton angebracht wurde.

Der Mittelpunkt der in einigen Experimenten zusätzlich gebotenen Lichtquellen befand sich stets in 22 cm Höhe und 43 cm Entfernung vom Mittelpunkt des Koordinatensystems, sodaß die Lampe am Grund des Versuchsbeckens in dessen Zentrum unter einem Einfallswinkel von ca. 42° innerhalb des Oberlichtbereiches (und damit an dessen "Rand") wirksam wurde.

Zur Messung der räumlichen Helligkeitsverteilung unter der Kuppel wurde das Beobachtungsbecken durch ein schwarz gestrichenes Plexiglasgefäß gleichen Durchmessers, aber mit 7 cm Tiefe ersetzt, in welches die Kapsel mit dem Photoelement des auf Seite 38 (Abb. 26) beschriebenen Gerätes eingebaut wurde. Das Gefäß wurde so aufgestellt, daß sich die Wasseroberfläche in Bezug auf die Kuppel in gleicher Höhe befand wie sonst jene des Beobachtungsbeckens. Der obere Rand der Kapsel war bei den unterschiedlichen Neigungswinkeln mindestens 1 - 2 mm unter der Wasseroberfläche.

Da sich die Achse des vertikalen Drehmechanismus und der Mittelpunkt des Photoelements auf einer Geraden befanden, konnte die Meßeinrichtung so aufgestellt werden, daß sich der Mittelpunkt des Photoelements bei allen Meßpositionen annähernd auf einer gedachten, durch das Zentrum des Koordinatensystems laufenden Senkrechten befand.

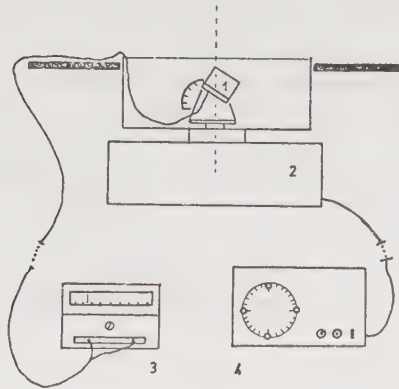


Abb. 66: Gerät zur Messung der Helligkeitsverteilung unter der Kuppel der Laborversuchsanlage. 1 = Kapsel mit dem Photoelement, 2 = elektromagnetischer Drehmechanismus, 3 = Multiflex-Galvanometer, 4 = Steuerpult für den Drehmechanismus.

Zur Ermittlung der bevorzugten Wanderrichtung wurden die Endpunkte von Schwimmbahnen fortlaufend beobachteter Einzeltiere jeweils an der Peripherie des Koordinatensystems bestimmt. Schwimmbahnen, deren Verlauf aus der Feststellung zahlreicher Einzelpositionen rekonstruiert wurde, sollten den Bewegungsablauf festhalten.

Die zirkulär verteilten Meßwerte wurden der statistischen Analyse unterworfen (vgl. MARKL 1964). Folgende Größen wurden bestimmt:

- 1) Der Winkel des mittleren Vektors der Wanderrichtung:

$$\tan \alpha = \frac{W}{V}$$

$$W = \sum_i^1 n \sin \alpha, \quad V = \sum_i^1 n \cos \alpha,$$

(n = Anzahl der Meßpunkte)

Die Länge des mittleren Vektors der Wanderrichtung

$$r = \frac{1}{n} \sqrt{W^2 + V^2}, \text{ ist ein Maß für die}$$

Streuung um α (mittlere Winkelabweichung $s = \sqrt{2(1-r)}$

im Bogenmaß); durch Multiplikation von s mit

$\frac{360^\circ}{\pi}$. Bogenmaßeinheiten erhält man s in Winkel-

graden (vgl. SEYFARTH und BARTH 1972).

- 2) Nach STEPHENS (1962, zit. nach MARKL 1964) wurde zur Überprüfung des Unterschiedes zwischen der Richtung α_1 des mittleren Vektors einer Stichprobe von der Richtung α_2 des mittleren Vektors einer zweiten Stichprobe ($n_1 > 50, n_2 > 50$) der Student'sche t - Test auf das Mittel der $\sin \alpha_i$ angewandt (Nullhypothese: $\alpha_1 = \alpha_2$).

Die Schätzung der Varianz der beiden Stichproben ist gegeben durch:

$$s_1^2 = \frac{2 R_1 (n_1 - R_1)}{n_1 (n_1 - 1)}, \quad s_2^2 = \frac{2 R_2 (n_2 - R_2)}{n_2 (n_2 - 1)},$$

$$(R = \sqrt{w^2 + v^2}, \quad r = \frac{R}{n})$$

Bei $n_1 > 50$ und $n_2 > 50$ gilt für die Standardabweichung der Differenzen:

$$S_D = \sqrt{\frac{s_1^2}{n_1} + \frac{s_2^2}{n_2}}$$

Setzt man:

$$M_1 = \frac{\sum_{i=1}^{n_1} \sin \alpha_i}{n_1} = \frac{w_1}{n_1}$$

$$M_2 = \frac{\sum_{i=1}^{n_2} \sin \alpha_i}{n_2} = \frac{w_2}{n_2}$$

so errechnet sich für die genannte Nullhypothese die Testgröße t aus:

$$t = \frac{M_1 - M_2}{S_D} \sqrt{\frac{n_1 \cdot n_2}{n_1 + n_2}},$$

$$t = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{\frac{2 R_1 (n_1 - R_1)}{n_1^2 (n_1 - 1)} + \frac{2 R_2 (n_2 - R_2)}{n_2^2 (n_2 - 1)}}}$$

Nach Anwendung des Student-Test (Freiheitsgrade: $n_1 + n_2 - 2$) wird für eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0,05$ der

Unterschied zwischen α_1 und α_2 als gesichert angenommen.

Für die graphischen Darstellungen, in welchen die Ergebnisse für die einzelnen Arten zusammengefaßt sind, gilt: Der mittlere Vektor der Wanderrichtung ist durch die Länge r ($0 - 1$) und die Richtung α des Pfeiles symbolisiert. Die kreisförmigen Linien am Rand des Diagramms zeigen die mittlere Winkelabweichung in Winkelgraden ($^\circ$) als zusätzliches Maß (neben r) für die Streuung um α .

Bei Voruntersuchungen wurde deutlich, daß die Beobachtung einzelner Rotatorien aus zeitlichen Gründen nur dann sinnvoll zu gestalten war, wenn nicht wahllos jedes beliebige Individuum einer Art eingesetzt wurde, sondern die Auswahl der einzelnen Tiere nach bestimmten, stets beachteten Kriterien erfolgte (VIAUD 1943, HERTEL unpubl., HALBACH, persönliche Mitteilung): a) Ein Tier wurde nach kurzer Beobachtungszeit nur dann aus der Aufbewahrungsschale aufgenommen, wenn es deutliche Bewegungsaktivität und wenig Neigung zum Fressen zeigte. b) Die Aktivität mußte auch nach dem Einsetzen in das Versuchsbecken noch anhalten: es wurden nur solche Tiere beobachtet, die spontan vom Mittelpunkt fortschwimmend den zentralen Kreis des Polarkoordinatensystems überschritten. c) Bei der lebendgebärenden *Asplanchna priodonta* wurde darauf geachtet, daß sie keine ausgewachsene Junge im Innern hatte (Verminderung der Schwimgeschwindigkeit); aus entsprechenden Gründen wurde *Keratella quadrata* verworfen, wenn sie Eier an der Loricatrug.

5.2. Ergebnisse

5.2.1. Vergleich der Schwimmbahnen von Litoral- und Pelagialrotatorien.

Vergleichende Experimente mit Litoral- und Pelagialrotatorien, die den Ausgangspunkt zur Analyse des Verhaltens von Planktonrotatorien im Freiland darstellten, führten auch im Rahmen der Laborexperimente zunächst zu folgender Frage: Lassen sich durch Beobachtungen von Einzeltieren Unterschiede im Verhalten von Litoral- und Pelagialrotatorien erkennen, wenn die für das Litoral charakteristische Helligkeitskonstellation simuliert wird?

Das Verhalten wurde von *Euchlanis dilatata* und *Microcodon clavus* (vgl. Abb. 28) als Vertretern des Litorals und von *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta pectinata* und *Keratella quadrata* als Pelagialbewohnern unter der halbseitig abgedunkelten Plexiglashalbkugel durch Schwimmbahnen beschrieben (Abb. 67 und 68).

Zur Beobachtung gelangten stets nur freischwimmende Litoraltiere mit deutlicher Bewegungsaktivität. Dieses Auswahlkriterium war vor allem für *Euchlanis dilatata* bedeutsam, da frisch vom Untergrund losgelöste Tiere durch fädige Fußdrüsensekrete stark beim Schwimmen behindert wurden und sich bald nach dem Einsetzen ins Beobachtungsbecken für längere Zeit auf dessen Boden niederließen.

Bei der Fortbewegung von *Microcodon clavus* lassen sich 2 charakteristische Phasen unterscheiden: ruhiges

Schweben mit kaum merklicher Ortsveränderung wechselt plötzlich mit auffallend schnellem Schwimmen über relativ weite Strecken, wobei die Körperlängsachse schräg gestellt ist und das Tier nicht um diese rotiert.

Euchlanis dilatata schwimmt ebenfalls ohne volle Drehung, aber gelegentlich um die schräg gestellte Körperlängsachse schaukelnd, wobei die Fortbewegung häufig durch tastenden Kontakt der Zehen mit dem Boden unterbrochen wird.

Beide Arten zeigen die Tendenz, sich am Grund abzustützen oder für längere Zeit festzusetzen.

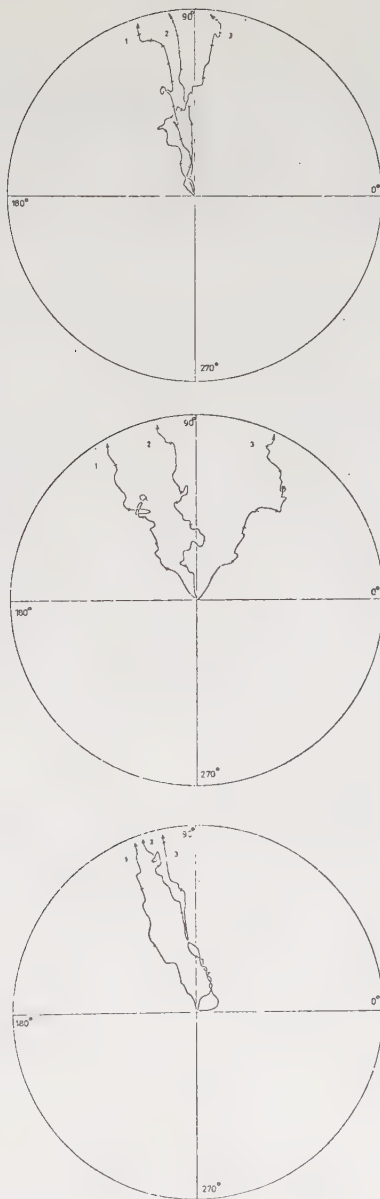


Abb. 67: Darstellungen von je 3 zufällig ausgewählten Schwimmbahnen der Pelagialrotatorien *Asplanchna priodonta* (oben), *Synchaeta pectinata* (mitte) und *Keratella quadrata* (unten); die Beobachtung erfolgte bei halbseitig abgedunkelter Plexigaskuppel (Helligkeitsverteilung vgl. Abb. 69, A). - Die Querstriche markieren die jeweils in 1/4 Minute zurückgelegten Strecken.

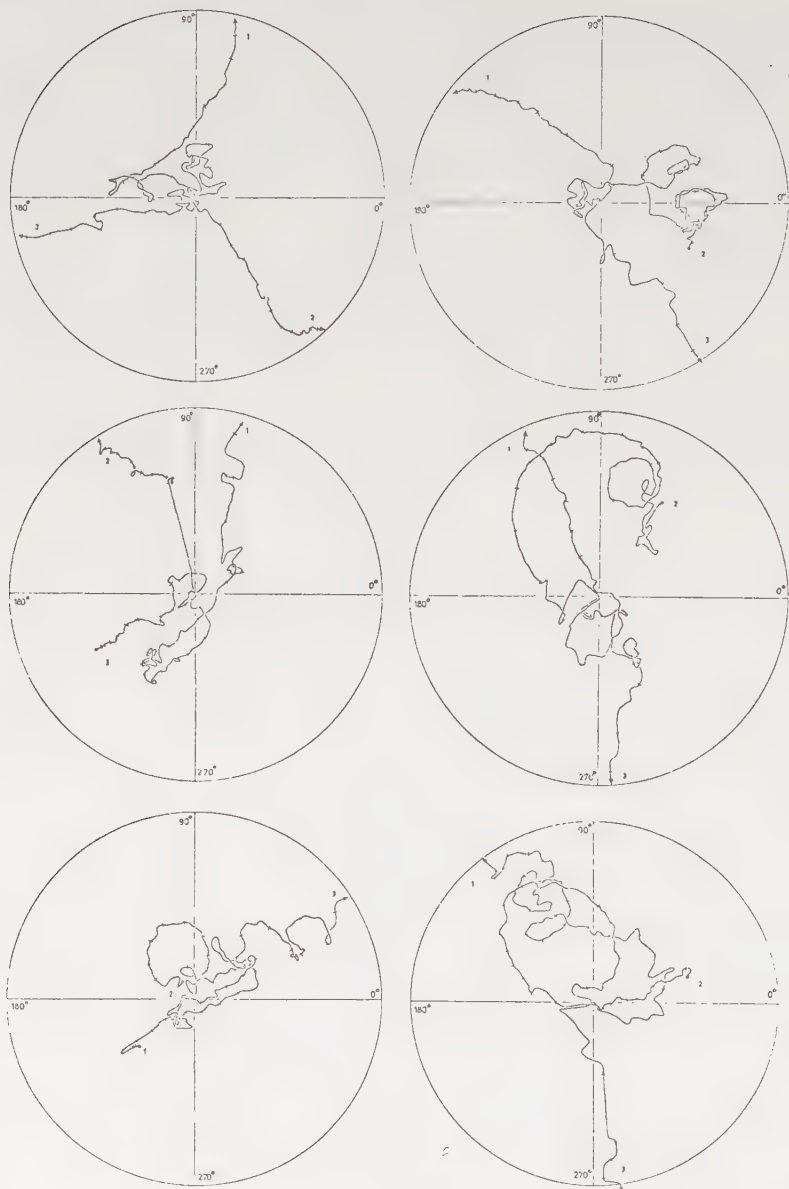


Abb. 68: Darstellungen von je 9 zufällig ausgewählten Schwimmbahnen der Litoralrotatorien *Euchlanis dilatata* (links) und *Microcodon clavus* (rechts): die Beobachtung erfolgte bei halbseitig geschwärzter Plexiglaskeupel.- Die Querstriche markieren die jeweils in 1/4 Minute zurückgelegten Strecken.

In den Freilandexperimenten unterschieden sich die Litoralrotatorien von den Pelagialbewohnern dadurch, daß sie sich relativ regelmäßig auf die 18 Radialkammern der Arena verteilten und daß ein verhältnismäßig hoher Anteil der eingesetzten Tiere im zentralen Bereich des Rundbeckens zurückblieb (Kap. 3.2.).

Die aus dieser Verteilung der Tiere in der Arena gezogene Schlußfolgerung, daß Litoralrotatorien im Uferbereich keine bestimmte Himmelsrichtung bevorzugen, kann durch Beobachtung von Einzeltieren im Labor unter simulierten Freilandbedingungen bestätigt werden: Nach allen Richtungen weisende, weitläufige Schwimmbahnen, die häufig nicht bis zur Peripherie der Beobachtungsarena reichen und regelmäßiges, längeres Unterbrechen der Fortbewegung charakterisieren ein Verhalten, das ein Verlassen der Uferregion ausschließt.

Pelagialrotatorien zeigen dieses regellose Verhalten nicht. Sie bevorzugen auch unter Laborbedingungen auf ihrer Horizontalwanderung deutlich die Richtung der Projektion des Hellfeldes.

Durch die folgenden Untersuchungen sollte geprüft werden, ob weitere, durch Freilandexperimente gefundene Tatsachen im Labor bestätigt würden und eine genauere Beschreibung des Verhaltens zuließen.

5.2.2. Das Verhalten der Rotatorien bei diffuser Strahlung in Gegenwart einer ausgeprägten Horizontüberhöhung.

A. Methodische Vorbemerkung.

Für die Experimente wurden *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta pectinata* und *Keratella quadrata* ausgewählt. Die Plexiglas-Kuppel war entweder halbseitig oder zu 3/4 geschwärzt, sodaß eine ausgeprägte Horizontüberhöhung simuliert wurde (Abb. 69).

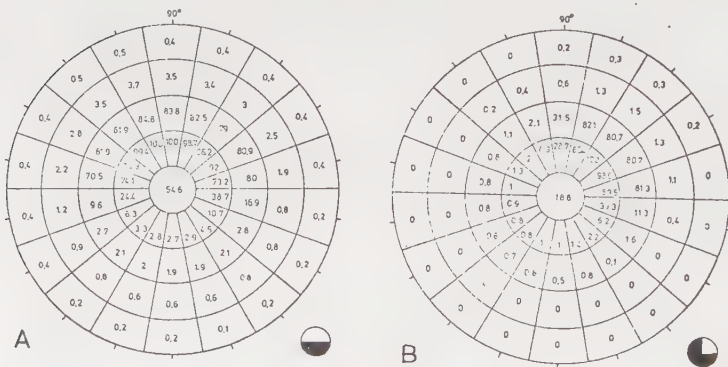


Abb. 69: Räumliche Helligkeitsverteilung unter Wasser bei (A) halbseitig und (B) dreiviertel abgedunkelter Plexiglas-halb-kugel. Die Anordnung der Horizontüberhöhung ergibt sich aus den beiden kleinen kreissymbolen. Die Felder mit Helligkeitswerten unter 10 % des Maximalwertes sind mit einem Grauton versehen.

B. Ergebnisse.

- 1) Die Weibchen von *Asplanchna priodonta* gleiten unter häufiger Retraktion des Coronalbereiches ohne regelmäßige Rotation um die Körper-

längsachse durchs Wasser, dh. daß sich die Lage der Photo-
rezeptoren (1 unpaares Cerebralauge, 2 paarige Lateralaugen)
in Bezug auf das einfallende Licht nicht periodisch ändert.

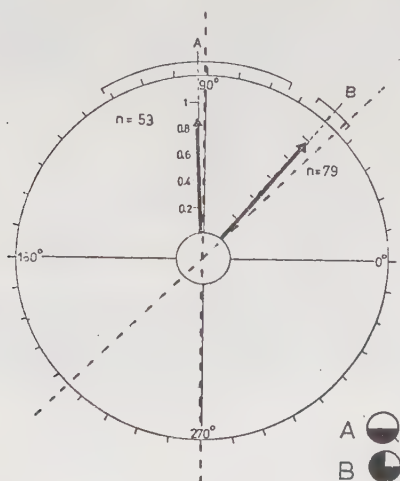


Abb. 70: Ergebnisse der Laborversuche mit Asplanchna priodonta bei halbseitig und 3/4 geschwärzter Plexiglas-kuppel (Kreissymbole A und B). Die schwarzen Pfeile geben die Richtung des mittleren Vektors der Wanderrichtung an; ihre Länge ($0 < r < 1$) ist ein Maß für die Streuung. Zusätzlich wird die Streuung (mittlere Winkelabweichung) durch die außerhalb des Kreisdiagramms angegebenen Kreisbögen bei A bzw. B in Winkelgraden wiedergegeben. Die rot gestrichelten Linien stellen die Aufsicht der Symmetrieebenen dar, die das Helligkeitsmuster in 2 spiegelbildlich teilbare Hälften zerlegen. n = Gesamtzahl der beobachteten Tiere. Die Legende gilt im Prinzip auch für die Abb. 73 und 74.

In mehreren Versuchen fiel auf, daß ein Teil der eingesetzten Tiere sich in Richtung der Horizontüberhöhung bewegte. In Abb. 72 sind einige Schwimmbahnen von Einzeltieren, die dieses Verhalten zeigten, dargestellt.

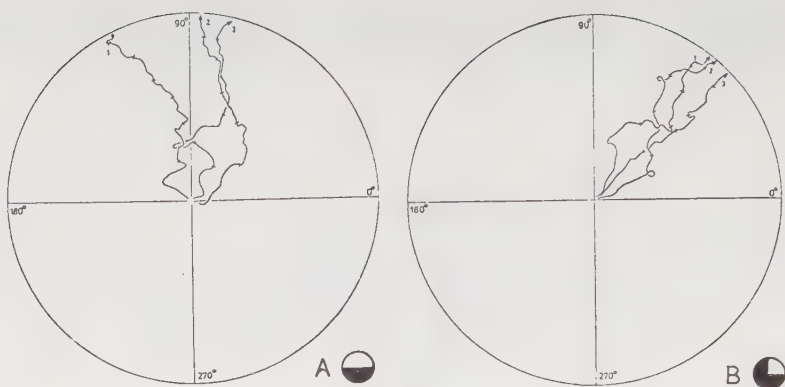


Abb. 71: Zufällig ausgewählte Schwimmbahnen von Asplanchna priodonta unter den Helligkeitskonstellationen A und B (verdeutlicht durch die Kreissymbole). Die Querstriche markieren die jeweils in 1/4 Minute zurückgelegten Strecken.

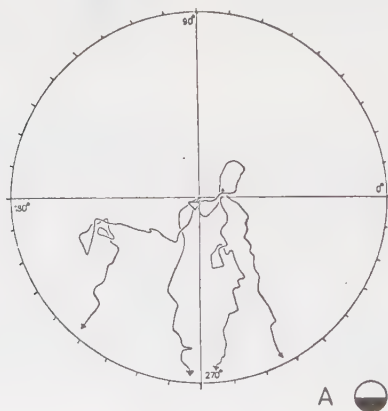


Abb. 72: Schwimmbahnen von solchen Individuen von Asplanchna priodonta, die sofort nach dem Einsetzen in Richtung der Horizontüberhöhung wanderten (vgl. S. 109, unten).

2) *Synchaeta pectinata*, ein Vertreter mit "einem Augenfleck" (VOIGT 1957), verändert die Lage der Körperlängsachse in Bezug auf die Schwimmrichtung häufig und ruckartig, ohne daß ein bestimmtes System erkennbar geworden wäre; dabei sind Kehrtwendungen, Schleifen und Bewegungen in vertikaler Richtung mehr zu beobachten als bei *Asplanchna priodonta*.

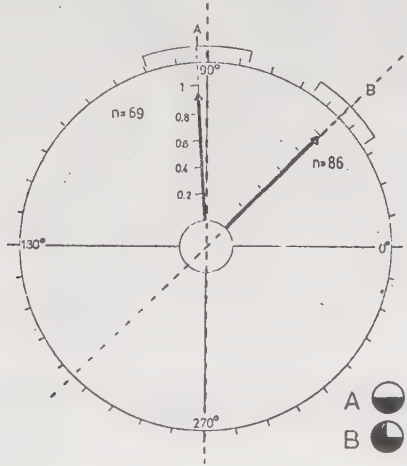


Abb. 73: Ergebnisse der Laborversuche mit *Synchaeta pectinata*. Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 70.

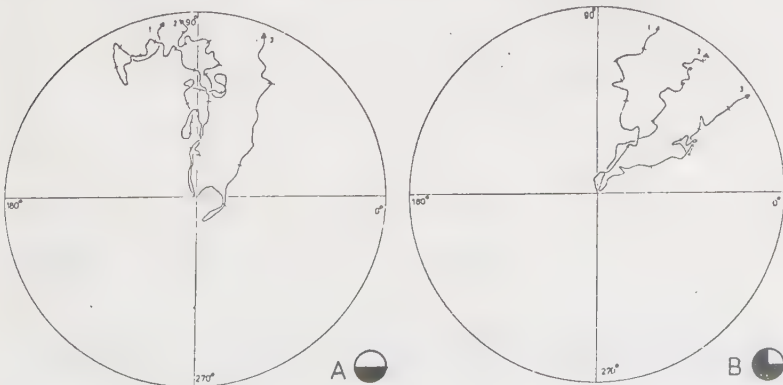


Abb. 74: Zufällig ausgewählte Schwimmbahnen von *Synchaeta pectinata* unter den Versuchsbedingungen A und B. Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 71.

3) Die gepanzerte *Keratella quadrata* ist ebenfalls mit einem "Augenfleck" (VOIGT 1957) ausgestattet. Sie bewegt sich mit gleichmäßiger Rotation, die sowohl im als auch gegen den Uhrzeigersinn gerichtet sein kann.

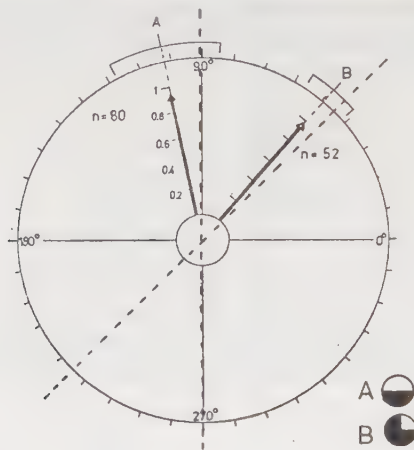


Abb. 75: Ergebnisse der Laborversuche mit *Keratella quadrata*. Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 70.

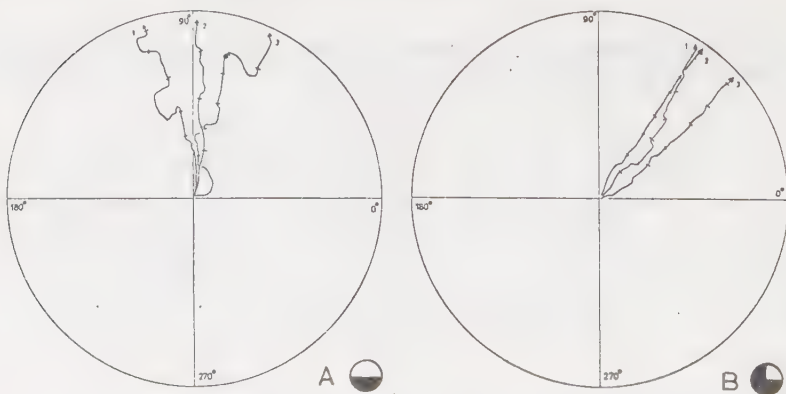


Abb. 76: Zufällig ausgewählte Schwimmbahnen von *Keratella quadrata* unter der Helligkeitskonstellation A und B. Weitere Einzelheiten vgl. Legende Abb. 71.- Man gewinnt den Eindruck, daß mit Einschränkung des Hellfeldes(B) die Schwimmbahnen strenger ausgerichtet werden. Das vorliegende Zahlenmaterial reicht jedoch für eine statistische Sicherung nicht aus. Entsprechendes gilt für *Asplanchna* (Abb. 71) und *Synchaeta* (Abb. 74)

Die Befunde der geschilderten Laboruntersuchungen lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

- 1) Die getesteten Pelagialrotatorien verlassen das Zentrum der Arena, nachdem sie dort freigelassen worden sind und wandern in Richtung der Horizontalprojektion der Felder größter Helligkeitswerte. Aus der Lage des mittleren Vektors der Wanderrichtung folgt, daß die bevorzugte Wanderrichtung nur wenige Winkelgrad (maximal 12° , Abb.75) von der Richtung der Symmetrieebene des Helligkeitsmusters abweicht.
- 2) Wie schon im Freiland zu beobachten war, finden sich auch unter Laborbedingungen Tiere, die in die Richtung des Dunkelfeldes wandern und daß auch in diesem Fall die bevorzugte Wanderrichtung im mittleren Bereich der Projektion des Dunkelfeldes liegt.
- 3) Mit der Einengung des Hellfeldes innerhalb des Oberlichtbereichs nimmt die Streuung des mittleren Vektors bei allen 3 Arten ab.

Diese Ergebnisse bestätigen und Präzisieren die Freilandbefunde. Sie gelten jedoch nur bei diffuser Strahlung.

5.2.3. Das Verhalten der Rotatorien bei direkter Strahlung.

Die Freilandexperimente, die bei direkter Sonneneinstrahlung durchgeführt worden waren, hatten gezeigt, daß die Sonne für die Wahl der Wanderrichtung wichtig sein kann: Geht man von der bei diffuser Strahlung gefundenen Wanderrichtung aus, so findet in Gegenwart der Sonne eine Ablenkung in Richtung Sonnenazimut statt, wenn die Sonne der Horizontüberhöhung nicht genau gegenübersteht.

Aus schon geschilderten Gründen (vgl. S. 94) war es nicht möglich, aus den Freilandexperimenten Informationen zu gewinnen, die über diese grundsätzliche Feststellung hinausgehen. Da wesentliche Schwierigkeiten der Freilandexperimente (zB. Veränderung im Helligkeitsmuster während des Versuchs) im Labor vermieden werden können, bot sich die Chance unter diesen Bedingungen genauere Ergebnisse zu erhalten.

A. Methodische Vorbemerkungen.

Die Versuchsanordnung blieb im Wesentlichen wie im vorhergehenden Kapitel (Abb. 69,A) beschrieben. Zusätzlich wurde innerhalb der halbseitig geschwärzten Plexiglaskuppel eine Lichtquelle (60 bzw. 100-Watt-Lampe) montiert. Die Lampenpositionen bzw. die Wattzahl wurden in aufeinanderfolgenden Versuchen bei konstanter Höhe und Entfernung vom Beobachtungsbecken (vgl. S. 98) geändert und für jeden Fall der mittlere Vektor der Wanderrichtung bestimmt.

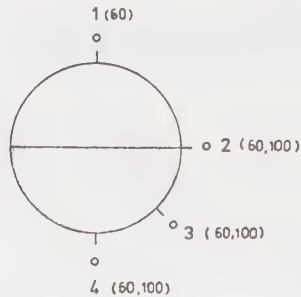


Abb. 77: Schematische Darstellung der Lampenpositionen in aufeinanderfolgenden Versuchen (1 - 4). In Klammern: Wattzahlen der Lampen, die in den jeweiligen Positionen geboten wurden.

B. Ergebnisse

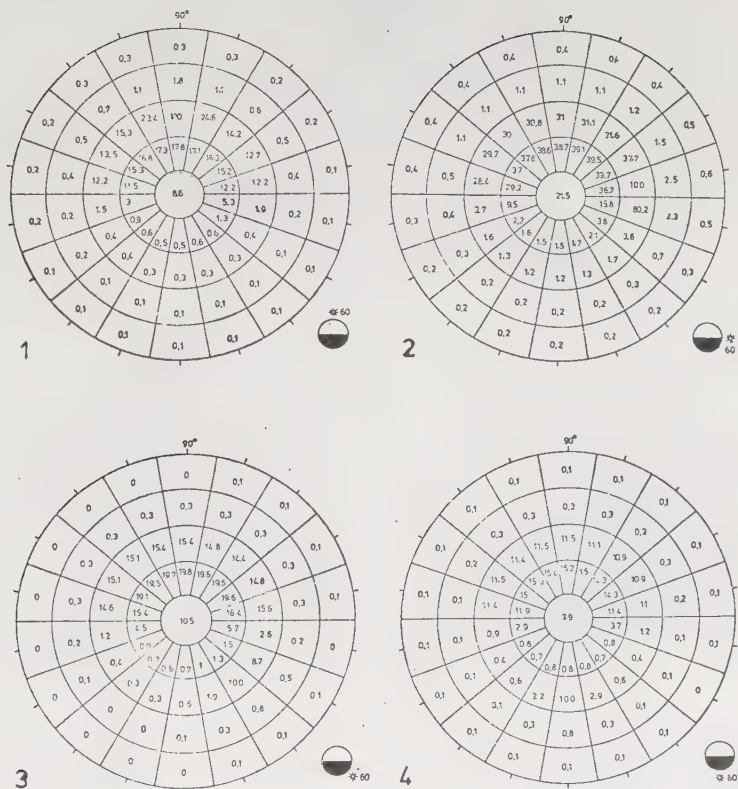


Abb. 78: Räumliche Helligkeitsverteilung unter Wasser für die 4 Lampenpositionen (Abb. 77, 1 - 4) bei Verwendung einer Lampe von 60 Watt.

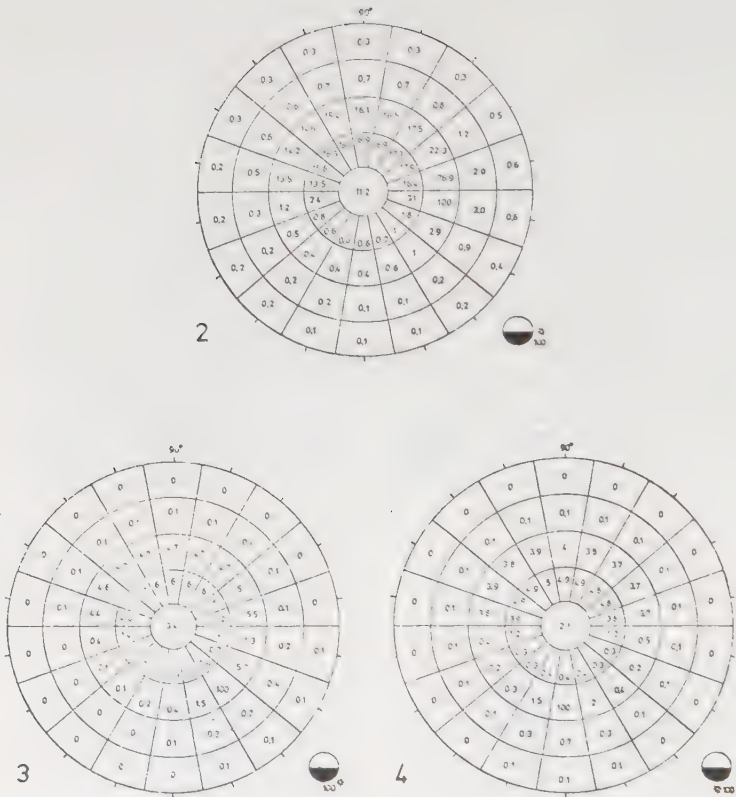


Abb. 79: Räumliche Helligkeitsverteilung unter Wasser für die 3 Lampenpositionen (Abb. 76, 2 - 4) bei Verwendung einer Lampe von 100 Watt.

Die Ergebnisse der Laborexperimente bei verschiedener Position und Intensität einer Lampe sind in Abb. 80 für *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta pectinata* und *Keratella quadrata* dargestellt.

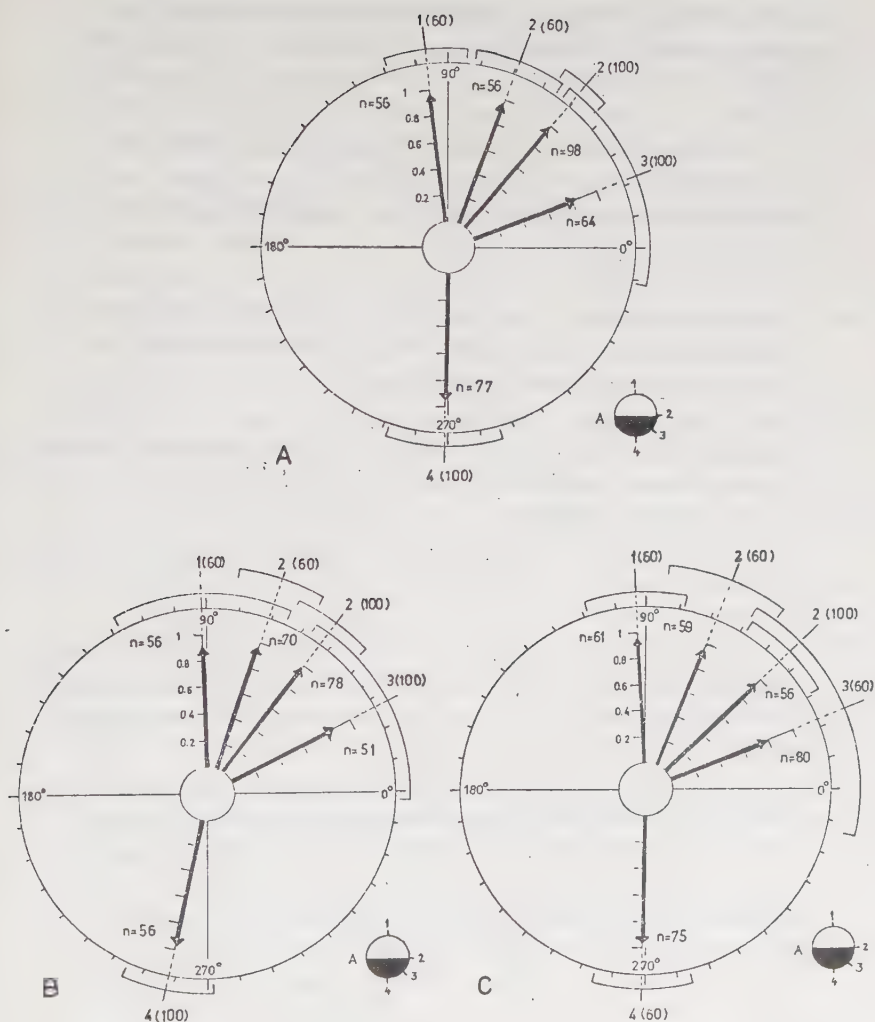


Abb. 80: Ergebnisse der Laborexperimente mit *Asplanchna priodonta* (A), *Keratella quadrata* (B) und *Synchaeta pectinata* (C) bei direkter Strahlung einer Lampe (60 bzw. 100 Watt) in den Positionen 1 - 4 (vgl. Abb. 76). Die Pfeile geben die Richtung der mittleren Vektoren der Wanderrichtungen an (α); ihre Länge ($0 < r < 1$) ist ein Maß für die Streuung um α , die zusätzlich durch Kreisbögen an der Peripherie der Diagramme in Winkelgraden dargestellt ist.

Die in Abbildung 80 dargestellten Ergebnisse werden im folgenden Abschnitt zusammenfassend für alle 3 Arten erläutert:

- a) Versuchsanordnung 1 (60 Watt): der mittlere Vektor der Wanderrichtung ist bei allen 3 Arten fast genau zum Lampenazimut gerichtet (Differenz maximal $6,7^{\circ}$ bei *Asplanchna priodonta*).
- b) Versuchsanordnung 2 (60 Watt): der mittlere Vektor der Wanderrichtung hat sich deutlich in Richtung des veränderten Lampenazimut verschoben.
- c) Versuchsanordnung 2 (100 Watt): bei der erhöhten Lichtintensität hat sich die Wanderrichtung weiter dem Lampenazimut genähert.
- d) Versuchsanordnung 3 (60 Watt): *Asplanchna priodonta* und *Keratella quadrata* pendeln im Bereich der Projektion der Grenze zwischen Hell- und Dunkelfeld und erreichen die Arenaperipherie nicht. Das Versuchsergebnis kann daher nicht in der hier gewählten Form dargestellt werden. *Synchaeta pectinata* dagegen wandert in eine deutlich bevorzugte Richtung, deren mittlerer Vektor in den Bereich des Hellfeldes weist.
- e) Versuchsanordnung 3 (100 Watt): Bei dieser Lampenintensität wählen auch *Asplanchna priodonta* und *Keratella quadrata* die Vorzugsrichtung, die von *Synchaeta pectinata* bereits bei einer 60 Watt-Lampe in derselben Position eingeschlagen wurde.
- f) Versuchsanordnung 4 (60 Watt): *Asplanchna priodonta* und *Keratella quadrata* führen keine Wanderung durch; das Ergebnis entspricht insofern jenem, das bei

Versuchsanordnung 3 (60 Watt) beobachtet worden war, als *Synchaeta pectinata* auch in diesem Fall bereits bei der niedrigeren Lichtintensität eindeutig eine Wanderrichtung bevorzugt: sie weicht vom Lampenazimut nur um $0,3^{\circ}$ ab.

- g) Versuchsanordnung 4 (100 Watt): bei erhöhter Intensität wandern auch *Asplanchna priodonta* und *Keratella quadrata* in: Richtung des Lampenazimut.

Für alle 3 Arten gilt folgendes: die Unterschiede der mittleren Vektoren in den aufeinanderfolgenden Versuchen, die unter c) - g) beschrieben wurden, sind signifikant ($p < 0,01$, vgl. S. 101). Der Unterschied zwischen den mittleren Vektoren der unter a) und b) aufgezeigten Wanderrichtungen ist mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 10 % absicherbar.

Die Ergebnisse dieser Experimente lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- 1) Wird die Lampe genau gegenüber der Horizontüberhöhung so aufgestellt, daß der Lampenazimut mit der Symmetrieebene der Horizontüberhöhung zusammenfällt, so verhalten sich alle getesteten Rotatorien gleich: sie wandern in Richtung des Lampenazimuts. Diese Wanderrichtung wird auch dann bevorzugt, wenn die Lampe nicht eingeschaltet ist (vgl. Abb. 71 - 75).
- 2) Wird die Lampe auf der Seite der Horizontüberhöhung so aufgestellt, daß der Lampenazimut mit der Symmetrieebene der Horizontüberhöhung zusammenfällt, so wandern die getesteten Rotatorien nur dann in Richtung Lampenazimut, wenn die Lampenintensität eine gewisse Größe überschreitet, die nicht bestimmt worden ist.

- 3) Bei allen Lampenpositionen zwischen den unter 1) und 2) genannten, wandern die getesteten Rotatorien nicht in Richtung des Lampenazimuts, sondern in den Bereich des Hellfeldes, der zwischen dessen Symmetrieebene und dem Lampenazimut liegt. Der mittlere Vektor der Wanderrichtung hängt von der Intensität und der Position (in Bezug auf die Horizontüberhöhung) der Lampe ab.

Diese Befunde stimmen im Prinzip mit den Freilandergebnissen überein. Sie lassen sich in folgender Weise deuten:

Alle untersuchten Rotatorien stellen sich in einem räumlichen Helligkeitsmuster, das durch ein ausgedehntes Hell- und Dunkelfeld im Oberlichtbereich charakterisiert ist, so ein, daß sie in der Symmetrieebene dieses Helligkeitsmusters wandern.

Dieser Befund ist eindeutig, wenn ein bilateralsymmetrisches Helligkeitsmuster geboten wird. Das geschah bei diffuser Strahlung durch die halb- oder dreiviertelseitige Schwärzung der Plexiglaskuppel, bzw. dann, wenn eine Lampe genau gegenüber der Horizontüberhöhung aufgestellt worden war.

In allen übrigen Fällen kann die Symmetrieebene nicht ohne weiteres festgelegt werden. Man beobachtet jedoch, daß die Tiere sich ebenso genau für eine bestimmte Richtung entscheiden und es darf angenommen werden, daß sich die auf dieser Linie wandernden Tiere in einer reizsymmetrischen Lage befinden.

Es ist jedoch zu betonen, daß die Einstellung in eine reizsymmetrische Situation die Wahl der Wanderrichtung nicht vollständig klärt. Ohne zusätzliche Bedingungen sind immerhin 2 verschiedene Wanderrichtungen denkbar:

eine in Richtung der Projektion des Hellfeldes und eine in Richtung der Projektion des von der Horizontüberhöhung gebildeten Dunkelfeldes. Tatsächlich wurden beide Verhaltensweisen festgestellt, aber nicht an ein und demselben Tier, sondern bei aufeinanderfolgenden Beobachtungen verschiedener Individuen; dabei überwog stets der Anteil der Tiere, welche die Richtung der Projektion des Hellfeldes wählten. Obwohl diesem Phänomen im einzelnen nicht weiter nachgegangen wurde, entstand der Eindruck, daß ein in verschiedenen Fängen wechselnder Anteil von Tieren sich für die eine oder für die andere Richtung entschied, im Mittel aber stets innerhalb der Symmetrieebene wanderte.

5.2.4. Experimente mit 2 Lichtquellen.

Das wichtigste Ergebnis der in den vorangegangenen Abschnitten geschilderten Experimente ist die Feststellung, daß alle bisher getesteten Rotatorien eine Wanderrichtung bevorzugen, die mit der Symmetrieebene des räumlichen Helligkeitsmusters zusammenfällt. Aus diesem Befund wurde der Schluß gezogen, daß die Tiere sich in eine reizsymmetrische Situation einstellen. In der von KÜHN (1919) bzw. von FRAENKEL und GUNN (1961) aufgestellten Klassifizierung der Orientierungshandlungen entspricht dieses Verhalten am ehesten der Tropotaxis. Diese Annahme wurde in "2-Lichter-Versuchen" überprüft.

A. Methodische Vorbemerkung.

Vor der Beobachtungsarena wurden 2 Lichtquellen (Mikroskoplampen) aufgestellt. Ihr Abstand war so bemessen, daß die beiden Lichtbündel - vom Arenazentrum aus gemessen - in einem Winkelabstand von 80° in die Arena fielen (Abb. 81).

Die Versuchsanlage befand sich in einer Dunkelkammer mit geschwärzten Wänden. Damit war eine Reflexion des Versuchslichts an Gegenständen der Umgebung praktisch ausgeschlossen.

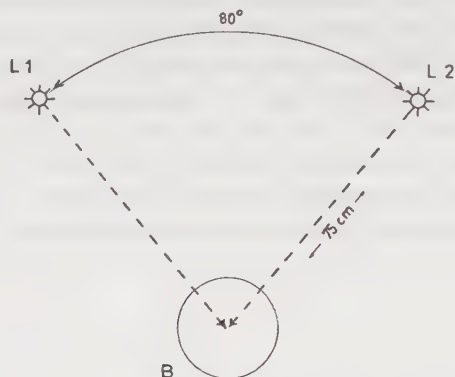


Abb. 81: Schema der Versuchsanordnung zum "2-Lichter-Versuch" (L 1 und L 2) mit Keratella quadrata ; B = Beobachtungsbereich (Radius $r = 2$ cm).

Die Beobachtung der Tiere (K e r a t e l l a
q u a d r a t a) erfolgte von oben aus mit Hilfe eines
 Binokulars, dessen Abstand von der Arena 10 cm betrug. Es
 wurden Schwimmbahnen einzeln eingesetzter Tiere beobachtet
 und ihre Endposition an der Peripherie des Polarkoordinaten-
 systems (ϕ 4 cm) bis auf $1,6^{\circ}$ genau festgehalten. Der
 mittlere Vektor der Wanderrichtung wurde nach der auf Seite
 100 angegebenen Methode bestimmt.

B. Ergebnisse.

Es wurden 2 verschiedene Versuche durchgeführt: Im 1. Versuch
 war die Intensität der beiden Lampen gleich. Im 2. Versuch

war die Intensität einer der beiden Lampen (L 1) durch Neutralfilter auf die Hälfte reduziert (die Kontrolle erfolgte mit Hilfe eines Photoelements und eines Multiflex-Galvanometers).

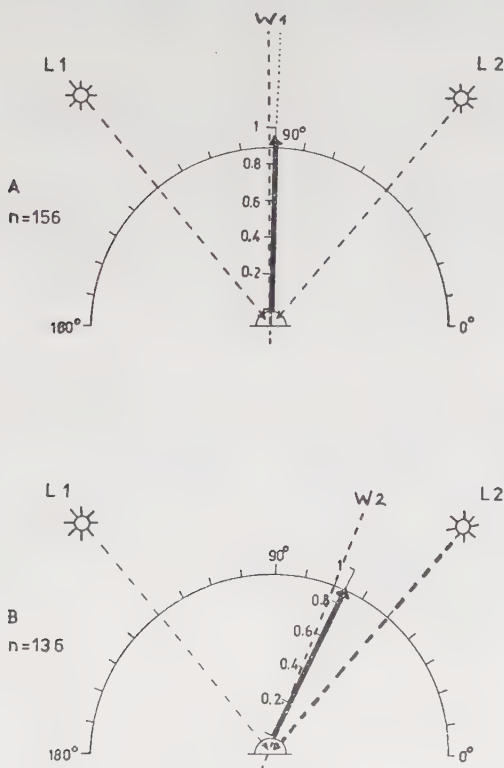


Abb. 82: Ergebnisse des "2-Lichter-Versuchs" mit Keratella quadrata; A: bei gleicher Intensität der beiden Lampen, B: die Intensität der Lampe L 1 ist auf die Hälfte vermindert. W 1 = Winkelhalbierende zwischen L 1 und L 2, W 2 = Winkelhalbierende zwischen W 1 und L 2 . n = Anzahl der beobachteten Individuen.

Wie sich aus Abb. 82, A ergibt, wandern die Tiere in Richtung der Winkelhalbierenden beider Lichtquellen, wenn die Intensität der Lampen gleich ist. Nach Verminderung der Lichtintensität von Lampe L 1 auf die Hälfte (Abb. 82, B), wandern die Tiere auf einer Bahn, die zwischen der Winkelhalbierenden beider Lampen und der Lampe mit der höheren Intensität liegt.

Formal lassen sich die beiden Lichtbündel gleicher bzw. unterschiedlicher Intensität als Vektoren betrachten: die Diagonalen der durch vektorielle Addition entstandenen Kräfteparallelogramme sind mit den in Abb. 82 dargestellten Winkelhalbierenden identisch. Ein Vergleich zeigt, daß der mittlere Vektor der Wanderrichtungen den Resultanten der Kräfteparallelogramme entspricht (Differenz bei A: $0,8^{\circ}$, bei B: $3,8^{\circ}$).

Diese Übereinstimmung der experimentell gefundenen Wanderrichtungen mit den aufgrund des "Resultantengesetzes" im "2-Lichter-Versuch" theoretisch zu erwartenden Richtungen spricht deutlich für eine symmetrische Einstellung von *Kerattella quadrata* im Reizfeld derart, daß beide Körperhälften gleich großen Reizmengen ausgesetzt sind. Die Orientierung erfolgt positiv phototopotaktisch (KÜHN, 1919, S. 10).

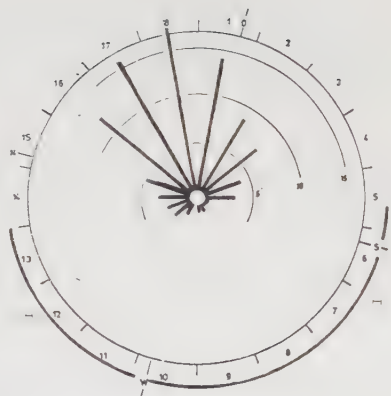
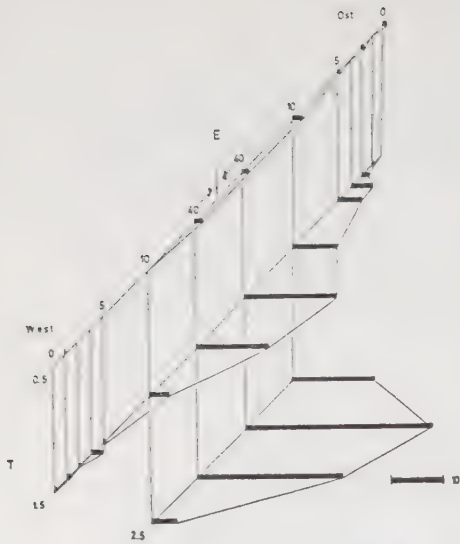
6. Vergleich zwischen der gefundenen Verteilung im Raum und den experimentellen Ergebnissen.

Unterschiede in der Horizontalverteilung von Pelagial- und Litoralrotatorien hatten eingangs zu der Frage geführt: Wie verhalten sich Pelagialrotatorien, wenn sie in die Uferzone versetzt werden?

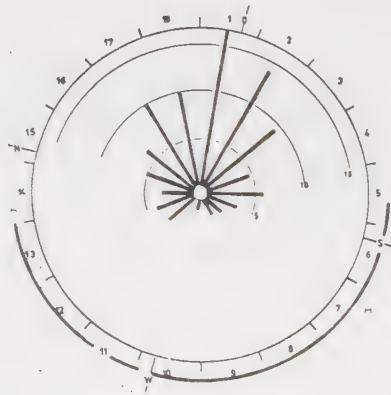
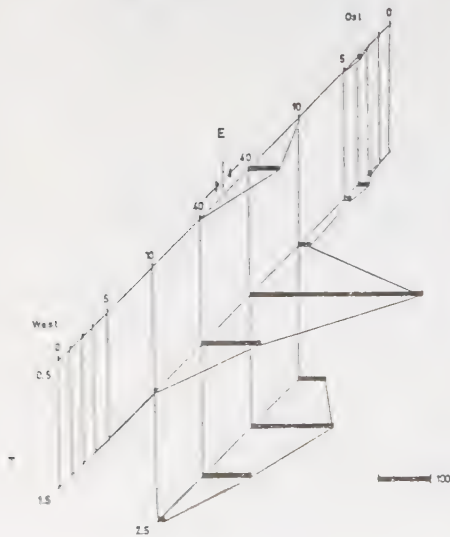
Die zur Beantwortung dieser Frage durchgeführten Experimente hatten ergeben, daß in der Uferregion ausgesetzte Rotatorien diesen Bereich in Richtung Pelagial verlassen. Diese "Uferflucht" wird durch das für die Ufernähe typische Helligkeitsmuster ausgelöst. Die Wanderung erfolgt positiv phototropotaktisch orientiert.

Aus den Freilanduntersuchungen ergab sich, daß die horizontalen Verteilungsunterschiede zwischen Litoral und Pelagial nicht bei allen Rotatorienarten in gleichem Maß ausgeprägt sind. Besonders deutlich zeigt sich dieser Unterschied zB. bei *Trichocerca capucina* und *Asplanchna girodi*, erheblich weniger deutlich ist der Unterschied im Falle von *Keratella cochlearis* und *Polyarthra vulgaris*. Hier findet man im Pelagial zwar auch eindeutig mehr Individuen als im Litoral, doch sind sie dort lediglich in geringerer Konzentration anzutreffen; sie fehlen keineswegs ganz.

Die Frage nach der Ursache derartiger Unterschiede kann nicht ohne weiteres beantwortet werden. Eine immerhin denkbare unterschiedliche Schwimmfähigkeit, die im Falle der mehr auf das Pelagial beschränkten Rotatorienarten eine Drift in Richtung Ufer deutlicher verhindert als im

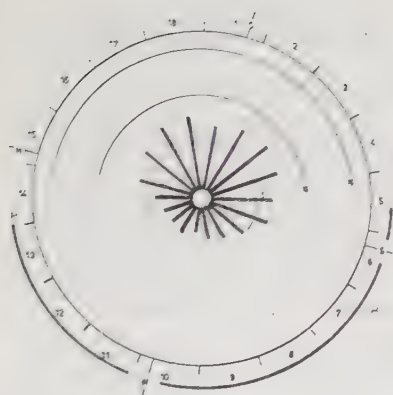


Asplanchna girodi

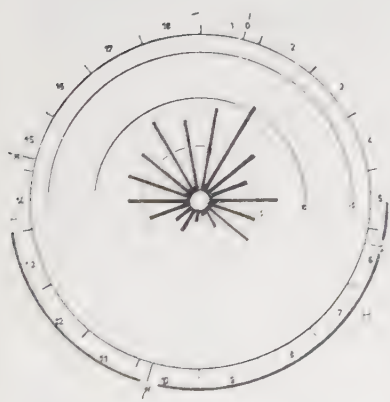
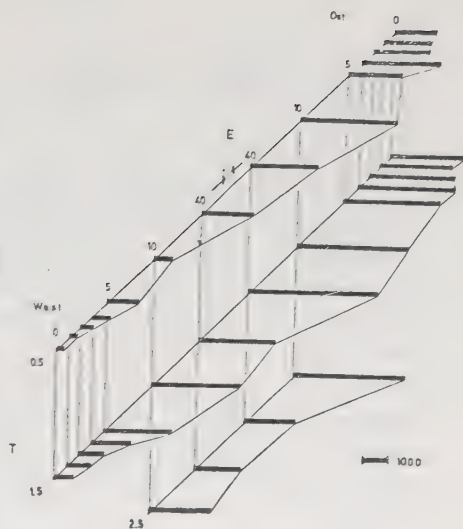


Trichocerca capucina

Abb. 83: Die Horizontalverteilung zweier Rotatorienarten (*Asplanchna girodi* und *Trichocerca capucina*) im BANSEE, die sich besonders auffallend vom Ufer entfernt halten und ihr Verhalten im Arenaexperiment am Westufer des BANSEES: die Bevorzugung der zum Pelagial weisenden Richtung ist sehr deutlich ausgeprägt. (vgl. Versuchsbeschreibung S. 68, A, Versuch 1).



Keratella cochlearis



Polyarthra vulgaris

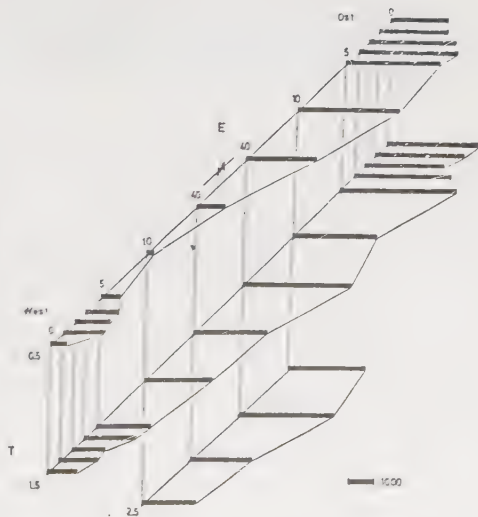


Abb. 84: Die Horizontalverteilung zweier Rotatorienarten (*Keratella cochlearis* und *Polyarthra vulgaris*) im BANSEE, die weniger deutlich auf das Pelagial konzentriert sind und ihr Verhalten im Arenaexperiment am Westufer des BANSEES: Die Bevorzugung der zum Pelagial weisenden Richtung ist verhältnismäßig wenig ausgeprägt (vgl. Versuchsbeschreibung S. 43, *Keratella cochlearis* aus Versuch 2, *Polyarthra vulgaris* aus Versuch 31).

Fälle der Rotatorien, die z.T. auch noch in Ufernähe angetroffen werden, scheidet mit großer Wahrscheinlichkeit aus.

Vergleicht man die beiden Rotatoriengruppen anhand ihres Verhaltens in den Freilandversuchen, so ergibt sich ein in diesem Zusammenhang vielleicht wesentlicher Unterschied: die besonders auffallend auf das Pelagial beschränkten Rotatorien zeigen bei ihrer Wanderung im Uferbereich eine deutlichere Bevorzugung der Richtung, die zum Pelagial führt (Abb. 83). Bei den Vertretern, die die räumliche Trennung weniger auffallend erkennen lassen, ist auch im Experiment die Bevorzugung der Richtung, die zum Pelagial führt, erheblich weniger ausgeprägt (Abb. 84).

Dieser Unterschied kann auf verschiedene Ursachen zurückzuführen sein. Eine Entscheidung ist mit den hier vorgelegten Ergebnissen nicht möglich.

7. Diskussion.

Die beiden großen Lebensräume eines Binnensees, Litoral und Pelagial unterscheiden sich hinsichtlich der Anforderungen an ihre Bewohner in einer Eigenschaft ganz besonders: Während das Litoral den dort lebenden Organismen eine feste Unterlage bietet, auf welcher sie sich wenigstens zeitweise festsetzen können, fehlt diese Möglichkeit im Pelagial.

In Anpassung an die Situation im Uferbereich findet man bei den Litoralrotatorien Festhaltevorrichtungen, zB. "Füße" mit Klebdrüsen oder Zehen zum Festheften (Beispiel: *Euchlanis dilatata*, Abb. 28), die bei den Pelagialbewohnern im Verlauf der Evolution entweder ganz zurückgebildet (Beispiel: *Asplanchna*) oder aber stark rudimentiert worden sind (Beispiel: *Synchaeta*).

Das Leben in der Freiwasserzone fordert besondere Eigenschaften, um das ständig drohende Absinken in Tiefen mit ungünstigen Lebensbedingungen zu vermeiden oder zumindest unwahrscheinlicher zu machen. Einige Formen haben ihr spezifisches Gewicht weitgehend dem des umgebenden Wassers angepaßt (zB. *Asplanchna*), andere verzögern die Absinkgeschwindigkeit durch Erhöhung des Formwiderstandes (*Kellicottia longispina*). Unabhängig von diesen Vorrichtungen findet man bei allen Pelagialrotatorien ein stark ausgebildetes Räderorgan, das der Fortbewegung dient.

Diese mit Hilfe von Kriterien der "funktionellen Anatomie" mögliche Unterscheidung in Vertreter, die entweder auf ein festes Substrat angewiesen sind oder sich von ihm zeitlebens losgelöst haben, wird durch eine entsprechende Verteilung im Raum bestätigt (Kapitel 2). Das ist nicht selbstverständlich, wenn man bedenkt, daß die

Wigenbeweglichkeit der Rotatorien im Vergleich zu jener der Planktoncrustaceen gering ist und weiterhin, daß Verteilungsunterschiede im Raum, die mit Sicherheit nicht durch Verdriftungen erklärbar sind, besondere Orientierungsleistungen voraussetzen.

Diese Überlegungen waren der Ansatz zu den geschilderten experimentellen Untersuchungen, nachdem meine Freilandanalysen gezeigt hatten, daß in der Regel eine klare räumliche Trennung zwischen den Bewohnern beider Lebensräume besteht.

Aus den Freilandexperimenten, die unter natürlichen Bedingungen durchgeführt worden sind, ergab sich ein sehr deutlicher Unterschied im Verhalten: im Gegensatz zu den getesteten Litoralbewohnern verlassen die Pelagialbewohner die Uferzone, wenn sie dort (in der glasklaren Arena) ausgesetzt werden. Die Wanderrichtung wird durch das für die Ufernähe eines Sees typische, räumliche Helligkeitsmuster bestimmt. Das charakteristische Merkmal dieses Musters ist ein sogenanntes Dunkelfeld, ein mehr oder weniger weit ausgedehntes Feld besonders niedriger Helligkeitswerte innerhalb des doppelten Grenzwinkels. Der restliche Abschnitt dieses Bereiches zeichnet sich durch die höchsten Helligkeitswerte des gesamten räumlichen Helligkeitsmusters aus. Es wurde daher nach SIEBECK (1968) als Hellfeld bezeichnet. Obwohl unter den natürlichen Bedingungen im Litoralbereich auch außerhalb des doppelten Grenzwinkels ein kompliziertes Helligkeitsmuster besteht, zeigen die Experimente (Kapitel 4.1.), daß dieses für die Wahl der Wanderrichtung der Pelagialrotatorien, wenn sie sich in Richtung Freiwasserzone bewegen, unerheblich ist. Eine entscheidende Bedeutung kommt ihm allerdings dann zu, wenn das Helligkeitsmuster innerhalb des doppelten Grenzwinkels abgedunkelt wird. Dieser Fall ist ökologisch gesehen irrelevant; er zeigt aber, daß die Tiere positiv phototaktisch

gestimmt sind, wenn sie sich aus der Uferzone fortbewegen; denn sie wandern nun in Richtung des hellsten Abschnittes des noch verbliebenen Helligkeitsmusters.

Meine Laborexperimente zu dieser speziellen Frage (Kapitel 5.2.4.), die unter extrem vereinfachten Bedingungen ("2-Lichter-Versuch") durchgeführt worden sind, führten einen Schritt weiter: Sie zeigten, daß sich die getesteten Rotatorien auf der Winkelhalbierenden zweier weit entfernter, "punktförmiger" Lichtquellen bewegen. Das bedeutet nichts anderes, als daß sie positiv phototropotaktisch orientiert sind. Es spricht nichts gegen die Annahme, daß auch der Wahl der Wanderrichtung unter natürlichen Bedingungen eine entsprechende Orientierungsreaktion zugrundeliegt. So zeigten die Laborexperimente (in welchen die Charakteristik der räumlichen Helligkeitsverteilung in Ufernähe simuliert wurde, vergl. Kapitel 5), daß die Tiere sich in Richtung der Symmetrieebene des Helligkeitsmusters bewegten, und zwar in Richtung der Projektion des Hellfeldes.

Dieses Ergebnis einerseits und die Beobachtung, daß bei verdunkeltem Oberlichtbereich der nicht scharf abzugrenzende, relativ helle Abschnitt des Seitenlichtbereiches die Tiere "anlockt", zeigen die Bedeutungslosigkeit der Form der Horizontüberhöhung für das geschilderte Verhalten. Die ökologische Bedeutung der Horizontüberhöhung besteht einzig und allein darin, daß durch ihre Position die Lage des Dunkelfeldes und damit auch die Lage des Hellfeldes im Oberlichtbereich bestimmt ist. Nicht minder wichtig ist in diesem Zusammenhang, daß die Grundkonstellation von Hell- und Dunkelfeld in Ufernähe trotz aller möglichen Witterungsunterschiede, deren Einfluß auf das Helligkeitsmuster nicht unerheblich sein kann, stets beibehalten wird. Pelagialrotatorien, die in Ufernähe in den Bereich dieses Helligkeitsmusters geraten, werden daher immer (mit

Ausnahme bei Nacht ohne Mond) eine Richtung wählen, die sie zwangsläufig vom Ufer fortführt.

Das Ausmaß der Uferentfernung hängt zweifellos von der Höhe und Ausdehnung der Horizontüberhöhung am betreffenden Ufer ab: mit zunehmender Höhe und Ausdehnung wächst das Dunkelfeld in einem gegebenen Uferabstand oder mit anderen Worten: der Einfluß der Horizontüberhöhung auf das Helligkeitsmuster reicht bis in immer größere Uferentfernung. Dieser Zusammenhang macht verständlich, daß der Seebereich längs des Ufers, der frei von Pelagialbewohnern ist, an Ufern mit ausgeprägter Horizontüberhöhung besonders breit ist, wie es in Seen mit bergiger Umgebung der Fall ist. Möglicherweise kann auch die in Kapitel 2 (vgl. S. 28 und 131) beobachtete stärkere Konzentration der Planktonpopulationen auf die östliche Seehälfte, an deren Ufer die flachere Horizontüberhöhung zu finden ist, auf diesen Effekt zurückgeführt werden.

Das Verhalten der Pelagialrotatorien im Uferbereich unterscheidet sich grundsätzlich von dem der Litoralvertreter: in Ufernähe ist die Bevorzugung einer bestimmten Wanderrichtung nicht festzustellen. Allerdings unterstreicht dieser Befund in erster Linie das typische Verhalten der Pelagialrotatorien; ein besonderes Orientierungsverhalten der Litoralrotatorien ist damit nicht angezeigt. Sicher ist nur, daß ein ausgedehntes Dunkelfeld im Oberlichtbereich - im Gegensatz zur Wirkung auf Pelagialrotatorien - keine positive Phototaxis auslöst. Da ein Teil der Pelagialrotatorien gelegentlich auch in Richtung der Projektion des Dunkelfeldes gewandert ist und damit die Möglichkeit eines genau entgegengesetzten Verhaltens in Betracht gezogen werden kann, stellt sich im Zusammenhang mit dem Verhalten der Litoralrotatorien die Frage, ob diese sich entsprechend negativ phototaktisch verhalten, wenn sie vom Ufer in Richtung Seemitte

driften und das Hellfeld immer größer wird. Zur Zeit erscheint es mir ausgeschlossen, an eine andere Orientierungsmöglichkeit zu denken, die ein Verlassen der Uferregion verhindern bzw. ein Wiederaufsuchen ermöglichen könnte. Das heißt, daß eine Rückwanderung in Richtung Ufer nur solange möglich ist, als ein von der Horizontüberhöhung verursachtes Dunkelfeld im Helligkeitsmuster des Oberlichtbereiches in ausreichender Größe existiert. In diesen Überlegungen würde ich einen Ansatzpunkt für weitere Untersuchungen zur Biotopbindung der Litoralrotatorien sehen. Im übrigen sprechen vor allem die periodische Kontaktaufnahme mit dem Substrat (Pflanzenbewuchs, Boden) mittels des Fußes und das regellose Schwimmverhalten in begrenztem Raum (vgl. Laboruntersuchungen Kapitel 5.2.1.) dafür, daß das Verbleiben der Litoralrotatorien in Ufernähe eher auf solche Verhaltensweisen zurückzuführen ist, die eine Verdriftung ins Pelagial normalerweise gar nicht erst zulassen.

Obwohl ich im speziellen keine entsprechenden Experimente durchgeführt habe, folgt aus meinen Ergebnissen, daß die Pelagialrotatorien sich solange vom Ufer entfernen, bis das Dunkelfeld verschwunden ist, bzw. bis es eine für die Orientierung gerade noch wirksame Größe unterschritten hat. Unter diesen Bedingungen fehlen somit die für die Horizontalwanderung wichtigen Helligkeitsunterschiede. Aber nur im Idealfall kann der gesamte Oberlichtbereich von einem homogenen Hellfeld eingenommen werden: die ungleiche Bewölkung oder gar die Sonne sorgen in der Regel für beträchtliche Unterschiede der Helligkeitswerte in diesem Bereich und es muß in diesem Fall damit gerechnet werden, daß sie für die von den Pelagialrotatorien gewählten Wanderrichtungen von Bedeutung sind (Kapitel 4.2.1 und Kapitel 4.3). Doch eines ist ebenfalls sicher: Im Gegensatz zum Helligkeitsmuster in Ufernähe ist jenes in der

Freiwasserzone fortwährend Änderungen unterworfen. Ausgehend von dieser Tatsache und unter Berücksichtigung der relativ geringen Schwimmfähigkeit der Pelagialrotatorien können in Uferferne keine wesentlichen räumlichen Verteilungsunterschiede zu erwarten sein, die durch optisch orientierte Wanderungen zustandekommen.

Die Bindung der Litoralrotatorien an das Ufer ist - allein schon von den Lokomotionsfähigkeiten her betrachtet - verständlich: in der Freiwasserzone würden sie sich auf die Dauer nicht halten können und in die für sie lebensungünstige Tiefe absinken. Nicht ohne weiteres verständlich ist das Verhalten der Pelagialbewohner. Von Crustaceen aus diesem Biotop weiß man (SIEBECK, persönliche Mitteilung), daß sie dem Ufersaum auch dann fernbleiben, wenn keine Litoralzone ausgebildet ist (Steilufer). Das heißt, daß das für die Ufernähe charakteristische Helligkeitsmuster nicht nur für die Orientierung während der Wanderung in Richtung Pelagial wesentlich ist, sondern sehr wahrscheinlich auch den Auslöser der Wanderung darstellt. So gesehen könnte die in Ufernähe zu beobachtende Wanderung der Pelagialtiere nichts anderes sein, als die zwangsläufige Folge eines Verhaltens, das für ein Leben im Pelagial typisch ist (SIEBECK, 1973).

Meine Untersuchungen mit zahlreichen Rotatorienarten aus dem Pelagial haben jedenfalls den Verdacht bestätigt, daß das beobachtete Verhalten für Pelagialbewohner charakteristisch ist. Da für zahlreiche Crustaceenarten aus dem Pelagialbereich Entsprechendes nachgewiesen ist (SIEBECK, 1968), gilt diese Aussage zumindest für die Hauptvertreter der Binnenseen.

Im Meer ist der Pelagialbereich von einer Vielzahl verschiedener anderer Tiergruppen besiedelt. Bisher

fehlen jedoch Angaben über ihr Verhalten unter entsprechenden Bedingungen, sodaß eine Verallgemeinerung vorläufig nur mit Vorbehalt möglich ist.

8. Zusammenfassung.

1. Es werden Untersuchungen zur Horizontalverteilung verschiedener Rotatorienarten geschildert, die zu folgenden Ergebnissen führten: a) die Rotatorien *Asplanchna priodonta*, *Asplanchna girodi*, *Synchaeta pectinata*, *Keratella quadrata* und *Trichocerca capucina* sind Freiwasserbewohner, deren Populationsdichte in Richtung Ufer abnimmt ("Pelagialbewohner"). b) Die Rotatorien *Euchlanis dilatata*, *Brachionus quadridentatus splendidus* und *Scardium longicaudum* kommen in der Regel nur in der nahen Uferregion vor ("Litoralbewohner").
2. Zur Prüfung der Hypothese, daß die "Pelagialbewohner" der Rotatorien sich ähnlich wie Pelagialcrustaceen (SIEBECK 1968) verhalten, wird eine Plexiglasanlage entwickelt, die sich für Freilandexperimente eignet.
3. Die Freilandexperimente werden bei verschiedenen räumlichen Helligkeitsmustern durchgeführt. Meßeinrichtung und Meßmethode werden beschrieben.
4. Die Freilandexperimente in Ufernähe zeigen, daß die Pelagialrotatorien stets eine Wanderrichtung bevorzugen, die sie vom Uferbereich wegführt. Bei den "Litoralbewohnern" konnte keine Bevorzugung einer bestimmten Wanderrichtung festgestellt werden.
5. Es ergibt sich, daß das Helligkeitsmuster innerhalb des doppelten Grenzwinkelbereiches für die Wahl der bevorzugten Wanderrichtung von ausschlaggebender Bedeutung ist.

6. Die Besonderheit des Helligkeitsmusters in Ufernähe besteht darin, daß es unter dem Einfluß der ufernahen Horizontüberhöhung in ein Dunkelfeld und in ein gegenüberliegendes Hellfeld aufgeteilt werden kann.
7. Die "Pelagialbewohner" wandern in Ufernähe dh. in Gegenwart des typischen Helligkeitsmusters stets in Richtung der Projektion des Hellfeldes. Ein - wenn auch sehr kleiner Anteil - verhält sich genau umgekehrt. Er wandert in Richtung der Projektion des Dunkelfeldes.
8. Liegt der betreffende Uferbereich in direkter Sonnenstrahlung, so wird die Wanderrichtung im Vergleich zu der bei diffuser Strahlung beobachteten, in Richtung Sonnenazimut abgelenkt.
9. Es wird keine Konstellation zwischen Sonnenstand und Lage der Horizontüberhöhung bekannt, durch welche ein Verlassen der Uferregion verhindert werden könnte.
10. In der Nacht wird nur bei direkter Mondeinstrahlung eine eindeutig bevorzugte Wanderrichtung beobachtet: Sie ist ausschließlich von der Mondposition abhängig. Die Tiere wandern in diesem Fall in Richtung des Mondazimuts.
11. Es wird eine Laboranlage beschrieben, die eine Simulation des für die Ufernähe typischen Helligkeitsmusters und die Beobachtung des Verhaltens einzelner Rotatorien gestattet.
12. Aus den Laborexperimenten folgt, daß alle getesteten Pelagialrotatorien in Gegenwart eines bilateral-symmetrischen Helligkeitsmusters, das innerhalb des doppelten Grenzwinkels in ein Dunkel- und ein Hellfeld aufgeteilt werden kann, eine Wanderung in Richtung der Symmetrieebene bevorzugen.

13. Die Mehrzahl der Individuen einer Art bevorzugt die Richtung der Symmetrieebene in der Projektion des Hellfeldes. Ein geringer Teil wählt die Richtung in der Projektion des Dunkelfeldes.
14. Im "Zweilichterversuch" wird gezeigt, daß dem "Uferflucht" - Verhalten der Pelagialrotatorien eine positiv phototropotaktische Orientierung zugrundeliegt.

9. L i t e r a t u r

1. APSTEIN, C. (1896): Das Süßwasserplankton. - Kiel und Leipzig.
2. AXELSON, J. (1961): Zooplankton and impoundment of two lakes in Northern Sweden (Randsaren and Kultsjön). - Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, 42: 84 - 168.
3. BERZINS, B. (1958): Ein planktologisches Querprofil. - Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, 39: 5 - 22.
4. CARLIN, B. (1943): Die Planktonrotatorien des Motalaström: zur Taxonomie und Ökologie der Planktonrotatorien. - Meddn. Lunds Univ. Limnol. Inst., No. 5: 1 - 255.
5. CASSIE, R. M. (1959): Microdistribution of Plankton. - N. Z. J. Sci., 2: 398 - 409.
6. DIEFFENBACH, H. und SACHSE, R. (1911): Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. - Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr., Biol. Suppl. 3: 1 - 93.
7. DONNER, J. (1956): Rädertiere. - Einführung in die Kleinlebewelt. - Kosmos-Verlag, Stuttgart: 1 - 54.
8. DUMONT, H. J. (1967): A five day study of patchiness in *Bosmina coregoni* BAIRD in a shallow eutrophic lake. - Mem. Ist. ital. Idrobiol. 22: 81 - 103.
9. DUMONT, H. J. (1972): A Competition-based Approach of the Reverse Vertical Migration in Zooplankton and its Implications, Chiefly Based on a Study of the Interactions of the Rotifer *Asplanchna priodonta* (GOSSE) with Several Crustacea Entomostraca. - Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 57: 1 - 38.
10. EDMONDSON, W. T. (1959): Rotifera. - Freshwater Biology, WARD & WHIPPLE, Sec. ed., Wiley, New York: 420 - 494.

11. FOREL, F. A. (1874 - 1897): Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du lac Léman. - Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 13 - 16: 1 - 164.
12. FRAENKEL, G. S. & GUNN, D. L. (1961): The Orientation of Animals. - Dover Publications, Inc., New York: 1- 376.
13. GEORGE, M. G. and FERNANDO, C. H. (1970): Diurnal Migration in three Species of Rotifers in Sunfish Lake, Ontario. - Limnol. and Oceanogr. 15: 218 - 223.
14. GESSNER, F. (1953): Die Limnologie des Naturschutzgebietes Seeon. - Arch. Hydrobiol. 47: 553 - 624.
15. HARDY, A. C. (1953): Some Problems of pelagic life. - In Essays in Marine Biology, Oliver and Boyd, London.
16. HERTEL, H. (1970): Untersuchungen über die spektrale Phototaxis von Asplanchna priodonta. - Diplomarbeit am Zoologischen Institut der TH Darmstadt, unpubl.
17. KING, C. E. (1972): Adaptation of Rotifers to Seasonal Variation. - Ecology 53: 3.
18. KROTZ, O. (1973): Gibt es eine tagesperiodische Vertikalwanderung bei planktischen Rotatorien? - Staatsexamensarbeit, unpubl.
19. KÜHN, A. (1919): Die Orientierung der Tiere im Raum. - Fischer, Jena: 1 - 71.
20. LARSSON, P. (1972): Distribution and estimation of standing crop of zooplankton in a mountain lake with fast renewal. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 18: 334 - 342.
21. LINDAUER, M. (1963): Allgemeine Sinnesphysiologie. Orientierung im Raum. - Fortschr. Zool. 16: 58 - 140.

22. MARKL, H. (1964): Geomenotaktische Fehlorientierung bei *Formica polyctena* FÖRSTER. - Z. vergl. Physiol. 48: 552 - 586.
23. PEJLER, B. (1957): Taxonomical and ecological studies on planktonic rotatoria from North Swedish Lapland. - Kungl. Svenska Vetensk Akad. Handl., Ser. 4, Bd. 6, No. 4: 1 - 68.
24. REGNAUER, A. (1972): Hydrographische und biologische Untersuchungen am Bansee/Chiemgau. - Staats-examensarbeit, unpubl.
25. RICKER, W. E. (1937): Statistical treatment of sampling processes useful in the enumeration of plankton organisms. - Arch. Hydrobiol. 31: 68 - 84.
26. RUTTNER-KOLISKO, A. (1972): Rotatoria. - Die Binnengewässer, Bd. 26: Das Zooplankton der Binnengewässer, 1. Teil. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart: 99 - 234.
27. RUTTNER, F. (1929/30): Das Plankton des Lunzer Untersees, seine Verteilung in Raum und Zeit. - Int. Rev. Hydrobiol. 23: 1 - 138 und 161 - 287.
28. SEYFARTH, E. und BARTH, G. F. (1972): Compound Slit Sense Organs on the Spider Leg: Mechano-receptors Involved in Kinesthetic Orientation. - J. comp. Physiol. 78: 176 - 191.
29. SIEBECK, O. (1968): "Uferflucht" und optische Orientierung pelagischer Crustaceen. - Arch. Hydrob./Suppl. XXXV, 1: 1 - 118.
30. SIEBECK, O. (1973): Untersuchungen zur Biotopbindung einheimischer Pelagialcrustaceen. - Verh. der ökolog. Gesellschaft, im Druck.

31. STEPHENS, M. A. (1962): Exact and approximate Tests for directions. I. Biometrika 49: 463 - 477.
32. TONOLLI, V. (1958): Recherche sulla Microstruttura di Distribuzione dello Zooplankton nel Lago Maggiore. - Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 10: 125 - 152.
33. VIAUD, G. (1940, 1943): Recherches expérimentales sur le phototropisme des Rotifères. - Bull. Biol. 74: 249 - 309, 77: 68 - 93.
34. VOIGT, M. (1956): Rotatoria. - Borntraeger, Berlin: 1 - 508.
35. WESENBERG-LUND, C. (1939): Biologie der Süßwassertiere. - Springer, Wien: 1 - 817.
36. ZACHARIAS, O. (1895): Über die wechselnde Quantität des Planktons im Großen Plöner See. - Plöner Forsch.-Ber. 3: 97 - 117.

Lebenslauf

Am 24. Mai 1942 wurde ich als drittes Kind des Elektrotechnikers Heinrich Preißler und seiner Ehefrau Theresia, geb. Wertan, in Haid (Böhmen) geboren.

Vom Herbst 1948 bis zum Sommer 1953 besuchte ich die Volksschule in Großheubach/Main und wechselte dann auf die Oberrealschule in Miltenberg/Main über. Von Dezember 1960 bis Mai 1962 habe ich die Schulausbildung unterbrochen. Im Juli 1963 legte ich die Reifeprüfung ab.

Seit dem Wintersemester 1964/65 studiere ich an der Universität München, wo ich zunächst für 1 Jahr der Philosophischen Fakultät angehörte. Die sich anschließende naturwissenschaftliche Ausbildung beendete ich im Frühjahr 1971 mit dem Staatsexamen in den Fächern Biologie und Chemie.

Seit diesem Zeitpunkt arbeite ich unter der Anleitung von Prof. Dr. Otto SIEBECK als Doktorand am Zoologischen Institut der Universität München.

München, den

